Stanford University Library
FEB
5
1907

Aus dem physiologischen Institut zu Jena.

Der

Muskelmagen der körnerfressenden Vögel,

seine motorischen Funktionen und ihre Abhängigkeit vom Nervensystem.

Habilitationsschrift

zur

Erlangung der Venia docendi

einer

hohen medizinischen Fakultät zu Jena

vorgelegt

von

Dr. med. et phil. Ernst Mangold,

Volontärassistent am physiologischen Institut.

1906.

IX

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

Der Muskelmagen der körnerfressenden Vögel, seine motorischen Funktionen und ihre Abhängigkeit vom Nervensystem.

Von

Dr. med. et phil. **Ernst Mangold,**
Volontärassistent am physiologischen Institut der Universität Jena.

(Mit 50 Kurven.)

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Allgemeines und Historisches 2
B. Anatomisches 5
1. Die Innenhaut des Muskelmagens 5
2. Die Muskulatur 9
3. Das Nervensystem 13
C. Die Bewegungen des Muskelmagens 15
I. Untersuchungen am laparotomierten Tiere und am überlebenden Muskelmagen 16
II. Untersuchungen mittels der Ballonsondenmethode 18
1. Technik der graphischen Registrierung 18
2. Die Form der Magenkurven 21
a) Die normale Kurve 21
Analyse des Dikrotismus durch Palpation 22
Analyse am laparotomierten Tiere 23
b) Anakroter, monokroter, katakroter und trikroter Typus . . 25
c) Umkehr des Kurventypus 28
3. Der Rhythmus der Magenbewegungen 31
a) Einfluss der Verdauungsperiode 31
b) Einfluss der Mauser 34
4. Versuche über die Innervation des Muskelmagens 38
a) Die Nervi vagi 38
Durchschneidungsversuche 40
Reizungsversuche 47
b) Die Hemmungserscheinungen 54

Seite
5. Die Lähmung des Magens durch die Narkose 65
6. Über die Totenstarre des Muskelmagens 70
7. Histophysiologische Ausblicke 71
D. Zusammenfassung 76
E. Erklärung der Abbildungen 78

A. Allgemeines und Historisches.

Die Anpassung an die fliegende Bewegung in freier Luft hat im Organismus der Vögel einige höchst eigenartige Veränderungen hervorgebracht. Ich erinnere nur an die Pneumatisation der Knochen und die Luftsäcke, welche vorwiegend der Atmung während des Fluges dienen, aber auch unter gleichzeitiger Vermehrung des Volums das spezifische Gewicht des Vogels herabsetzen. Dahin gehört ferner auch der mit der höheren Ausbildung des Flugvermögens allmählich eingetretene Verlust der echten Zähne, welche den näher mit den Reptilien verwandten und bereits ausgestorbenen Ahnen der rezenten Vögel, so den Odontornithen der nordamerikanischen Kreide, noch eigen waren.[1]) Als Ersatz für die Zähne entwickelten sich bei den verschiedenen Gattungen, entsprechend ihrer Nahrung, verschiedene Einrichtungen am Schnabel, wie bei den Raubvögeln die spitzen hakenförmigen Krümmungen zum Ergreifen und Zerreissen der Beute, bei anderen Formen zahnartige Vorsprünge an Ober- und Unterschnabel zum Aufknacken der Früchte. Die hauptsächliche Zerkleinerung der Nahrung wurde jedoch in einen tieferen Abschnitt des Verdauungstraktus, und zwar den Magen, verlegt, in welchem bei den Raubvögeln ganze Fleischstücke und Knochen durch den Magensaft aufgelöst werden, während im Muskelmagen der Körnerfresser die verschluckten und im Kropf und Drüsenmagen gequollenen Körner zermalmt werden. Es ist hier zu einer weitgehenden Differenzierung und Arbeitsteilung gekommen, indem der Muskelmagen allein die mechanische Zerkleinerung der Nahrung übernimmt, während eine chemische Magenverdauung nur durch den vom Drüsenmagen hervorgebrachten Saft bewirkt werden kann.

Wie es oft mit alltäglichen Dingen geht, so hat auch der Muskel-

1) Gadow und Selenka, Vögel. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 6 Abt. 4 S. 498. 1891.

magen der Hühner und der übrigen körnerfressenden Vögel trotz seines höchst merkwürdigen Baues und seiner eigenartigen Funktionen noch wenig Anregung gegeben zu ausreichenden Untersuchungen, welche besonders die Physiologie dieses Organes genügend aufgeklärt hätten. Daher ist denn manches bisher noch hypothetisch oder rätselhaft geblieben, was auch der direkten Beobachtung zugänglich gemacht werden kann. Die geringe Berücksichtigung dieses aus glatten Muskeln in seltsamer Weise zusammengesetzten Verdauungsapparates muss aber um so mehr verwundern, als bereits vor über zweihundert Jahren die ersten physiologischen Versuche darüber angestellt wurden.

Der Jatromathematiker Borelli[1]) verglich die Wirkung des Muskelmagens mit der einer Weinpresse und mass den im Magen von Truthühnern ausgeübten Druck an Haselnüssen und Glasstücken durch Vergleich mit der Kraft seiner eigenen Kiefer. Die Befunde am Magen von Schwänen führten ihn zu der Anschauung, dass diese Tiere sich lange Zeit ausschliesslich von Sand und Steinchen nähren könnten.

Vallisneri[2]) glaubte, dass der Saft im Muskelmagen die ganze Nahrung und selbst Steine und Glas aufzulösen vermöge, während der alte Redi[3]) bereits die richtige Auffassung von der rein mechanischen Wirkung jenes Organes besass. Nach Plater[4]) wurde ein Onyx im Hühnermagen schnell verkleinert, Swammerdam[4]) opferte einen Louisdor, um dessen Gewichtsabnahme im Magen einer Ente festzustellen.

Die Entscheidung über die widersprechenden Ansichten von der rein mechanischen oder rein chemischen Rolle des Muskelmagens

---

1) Siehe Reaumur, Histoire de l'Acad. Royale d. Scienc. p. 55. Année 1752.

2) Siehe M. de Reaumur, Sur la digestion des oiseaux. Premier mémoire. Expériences sur la manière dont se fait la digestion dans les oiseaux qui vivent principalement des grains et d'herbes et dont l'estomac est un gésier. Mémoires de l'Acad. Royale des Sciences p. 270. Année 1752.

3) F. Redi, Opere varie. Raillard, Napoli 1867. Esperienze intorno a diverse cose naturali p. 74. Zit. nach: W. Marshall, Der Bau der Vögel. S. 314. Leipzig 1895, und nach: G. Rossi, Ricerche sulla meccanica dell' apparato digerente del pollo. Le funzione motrici dello stomaco. Dati anatomici e metodo di ricerca. Atti della Reale Accademia dei Lincei 1904. Serie V. Rendiconti. Cl. di sc. fisiche, matematiche e naturali. Vol. 13 p. 356.

4) Zit. nach W. Marshall, l. c. p. 314.

haben dann bekanntlich Reaumur[1]) und der Abt Spallanzani[2]) in ihren berühmten, die Physiologie der Magenverdauung begründenden Arbeiten gefällt. Der erstere konnte feststellen, dass der Magen einer Truthenne Eisenblechröhren plattzudrücken vermag, die einer Belastung von 437 Pfund[3]) widerstehen, ferner fand er, dass rohe und gekochte wie auch enthülste Gerstenkörner, wenn er sie durch starke Bleirohre vor dem Drucke schützte, abgesehen von der Quellung sich nicht wesentlich im Magen von Hühnern und Enten veränderten. Aus seinen Versuchen konnte er weiter schliessen, dass die Fermentwirkung des im Magen befindlichen Saftes erst dann zur Geltung kommt, wenn die Nahrung durch die Trituration zerkleinert sei. Die Körner imbibieren sich nach Reaumur zunächst im Kropfe, darauf in dem Kanale zwischen Kropf und Muskelmagen. In diesem Kanale, dem Drüsenmagen, hat Reaumur bereits die Drüsen erkannt, aus welchen sich der Saft herausdrücken liess. Endlich soll auch im Muskelmagen ein besonderer Saft gebildet werden, welchem ebenfalls verdauende Eigenschaften zukämen. Reaumur liess sich hierüber täuschen durch ein von den französischen Köchen oft angewendetes Experiment. Diese benutzten nämlich die von Hühnermägen abgezogenen Innenhäute, in Wasser zerrieben, um Milch zur Gerinnung zu bringen. Nach unseren heutigen Kenntnissen kann das dabei wirksame Agens nur aus dem Drüsenmagen stammen, dessen Sekret in reichlicher Menge mit der Nahrung in den Muskelmagen hinabfliesst und auch in dessen innere Auskleidung eindringt.

1) l. c. und Second mémoire. De la manière dont elle se fait dans l'estomac des oiseaux de proie. Mémoires de l'Acad. Royale des Sciences p. 461. Paris. année 1752.

2) L. Spallanzani, Expériences sur la digestion de l'homme et de différentes espèces d'animaux p. 30—60. Barthélemy Chirol, Genève 1783. Zit. nach G. Rossi, l. c. und Herrn Abt Spallanzani's Versuche über das Verdauungsgeschäfte des Menschen und verschiedener Tierarten. Übersetzt von D. C. F. Michaelis. Leipzig 1785.

3) Ob Reaumur's „livre" schon dem neuen Pfund = 500 g entspricht oder noch dem älteren französischen Pfund, welches in verschiedenen Provinzen zwischen 380 und 552 g galt, entzieht sich meiner Kenntnis, ist auch wohl bei der relativen Gültigkeit solcher Zahlen von untergeordneter Wichtigkeit.

B. Anatomisches.

1. Die Innenhaut des Muskelmagens.

Diese harte faltige Haut ist mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen, und es war anfangs nicht entschieden, ob sie als Produkt einer Drüsensekretion oder als epitheliales Gebilde aufzufassen sei. Cuvier[1]) hatte bereits die richtige Auffassung darüber, und Leydig[2]) gelang es nachzuweisen, dass sie „das in Lagen erhärtete Sekret der darunter befindlichen Drüsen" darstellt, wie es auch Molin[3]) bereits bei den Granivoren gefunden hatte. Über die feinere Zusammensetzung und die Entstehung dieser Cuticula aus den erstarrenden Sekretfäden der schlauchförmigen Drüsen der Magenschleimhaut haben die Arbeiten von Curschmann[4]), Wiedersheim[5]), Hasse[6]), Cattaneo[7]) und Cazin[8]) weiteres Licht verbreitet, die Dissertation von Bauer[9]) bringt die neueste kritische Besprechung des Gegenstandes.

Dass sich diese innerste Haut des Muskelmagens leicht lostrennen lässt, war schon Aristoteles bekannt[10]).

1) Siehe Marshall, Der Bau der Vögel S. 304 und Bauer (siehe Anmerkung 9) S. 654. — Cuvier, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, herausgegeben von Duvernoy, übers. von Meckel Bd. 3 S. 416 ff. Leipzig 1810.

2) Leydig, Handbuch der vergleichenden Anatomie Bd. 1 S. 44. Tübingen 1864, und Leydig, Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre. Müller's Arch. 1854 S. 331.

3) Zit. nach Bauer (siehe Anmerkung 9) S. 655: Molin, Sugli stomachi degli uccelli. Denkschrift der Wiener Akademie, math.-naturw. Klasse Bd. 3 Abt. 2. Wien 1850.

4) H. Curschmann, Zur Histologie des Muskelmagens der Vögel. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 16 S. 224. 1866.

5) Wiedersheim, Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 8 S. 435. 1872.

6) Hasse, Beiträge zur Histologie des Vogelmagens. Zeitschr. f. ration. Medizin Bd. 28. 1866.

7) G. Cattaneo, Istologia e sviluppo dell' apparato gastrico degli uccelli. Atti della Società Italiana di scienze naturali t. 27 p. 88. Milano 1884.

8) M. Cazin, Recherches anatomiques, histologiques et embryologiques sur l'appareil gastrique des oiseaux. Annales des Scienc. natur. Zoologie t. 4 p. 177. Paris 1887.

9) M. Bauer, Beitrag zur Histologie des Muskelmagens der Vögel. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 57 S. 653. 1901.

10) Zit. nach Oppel, Vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere Bd. 1 S. 163. Jena 1896—1897.

Gegenüber einer früheren Behauptung (Curschmann, l. c. S. 234), dass die Substanz der Magencuticula in chemischer Beziehung dem Chitin verwandt sei, ergab die genauere Untersuchung von Hedenius[1]), dass dieselbe sich durch ihren Schwefelgehalt und die sonstige elementare Zusammensetzung wesentlich vom Chitin unterscheidet, dass sie indessen auch „weder typisches Keratin noch koaguliertes Eiweiss ist, sondern gewissermassen eine Zwischenstufe zwischen beiden darstellt" und dementsprechend als eine keratinoide Substanz zu bezeichnen ist.

Die schwielige Innenhaut des Muskelmagens, durch deren Härte erst die Wirkung des gewaltigen Muskeldruckes auf den Mageninhalt ermöglicht wird, indem dadurch die Magenschleimhaut und -muskulatur wie durch einen Panzer gegen Verletzungen durch die Magensteinchen und harte Nahrung geschützt wird, zeigt sich nach meinen Erfahrungen bei Hühnern stets mit gelbem Farbstoff imbibiert. Die gelbe Farbe soll nach Cazin[2]) unter dem Einfluss der Nahrung in rot, grün und braun übergehen. Ob es sich dabei um individuelle oder Artunterschiede handeln soll, ist aus seinen Angaben nicht ersichtlich. Mir scheint die Färbung innerhalb einzelner Arten konstant zu sein, wenigstens fand ich dieselbe bei Hühnern ausnahmslos gelb, bei Tauben grün, während Gadow[3]) auch für die letzteren die gelbe Farbe angibt. Bei den von mir untersuchten Haustauben war die dunkelgrüne Färbung der Innenfläche des Muskelmagens immer scharf abgesetzt gegen die gelbrötliche Schleimhaut des Drüsenmagens und andererseits die schön goldgelbe des Dünndarms. Die Grenzen der grünen Färbung entsprechen genau denjenigen der abziehbaren Cuticula. Der grüne Farbstoff solcher Häute geht in heissem Alkohol leicht in Lösung und gibt auch die Gmelin'sche Reaktion auf Gallenfarbstoffe. Der gelbe Farbstoff in der Magenhaut der Haushühner löst sich dagegen besonders leicht in Chloroform. Aus diesen Gründen scheint mir die Annahme nahe zu liegen, dass diese Farbstoffe mit Biliverdin und Bilirubin identisch sind, die im Gallensaft in den Muskelmagen zurücktreten. Dass sie nicht den Magendrüsen selbst entstammen, geht mit grösster Wahrscheinlichkeit aus der Farblosigkeit der Schleimhaut, welche unter

1) J. Hedenius, Chemische Untersuchung der hornartigen Schicht des Muskelmagens der Vögel. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 3 S. 244. 1892.

2) l. c. S. 208.

3) l. c. S. 638. 1891.

der abgezogenen Haut zum Vorschein kommt, hervor, und ausserdem verliert die Färbung oft an Intensität nach den vom Darme entfernteren Teilen des Magens. Am auffallendsten bleibt der bei den Tauben beobachtete Farbunterschied zwischen der im Dünndarm und der im Muskelmagen befindlichen Galle. Dass Galle in den letzteren übertritt, scheint Hedenius als bekannt anzunehmen, da er ohne weiteres von der Gallenimbibition der Magenhaut spricht. Tiedemann und Gmelin[1]) erwähnen nur in einem Falle die Gegenwart von Galle im Muskelmagen einer Henne; offenbar haben sie dieselbe aus der gelben Farbe und dem bitteren Geschmacke erschlossen, wie es seinerzeit Spallanzani bereits getan[2]).

Zu der Frage, ob der beschriebene Rücktritt von Galle in den Muskelmagen bei Hühnern und Tauben krankhafter Natur ist, will ich nur bemerken, dass ich bei etlichen Tieren beider Arten die Sektion des ganzen Magendarmtraktus wie auch die mikroskopische Untersuchung seines Inhalts ausgeführt habe und abgesehen von dem in einigen Fällen erhobenen Befunde von Würmern in weiter abwärts gelegenen Darmabschnitten, besonders dem Blinddarme, nichts Pathologisches finden konnte. Ich bin daher der Ansicht, dass es sich um eine normale Erscheinung handelt.

Mit bewunderungswürdiger Einfachheit und Konsequenz der Versuchsanordnung gelang es Spallanzani, die Ergebnisse des Herrn von Reaumur nachzuprüfen und in manchem zu klären und zu berichtigen. So konnte er in einwandfreier Weise die erst lange nachher sich allmählich erweiternden Kenntnisse von der mechanischen und chemischen Verdauung begründen. Spallanzani hebt unter anderem auch die auffallende Unverletzlichkeit der Magenhaut hervor. Selbst Stahlnadeln und anatomische Lanzetten wurden zerbrochen und abgestumpft, ohne dass der Magen der zu diesen Versuchen verwendeten Truthühner den geringsten Schaden litt. Nur bei ganz jungen Tieren kamen solche Verletzungen vor. Dass dergleichen gelegentlich auch älteren Vögeln zustösst, beweist der von Holmgren[3]) mitgeteilte Fall von Perforation der Magenwand

1) F. Tiedemann und L. Gmelin, Die Verdauung nach Versuchen von, Bd. 2 S. 118. Heidelberg und Leipzig 1831.

2) Übersetzung S. 48.

3) Zit. nach Brandes, Über den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. Biolog. Zentralbl. Bd. 16 S. 23. 1896.

durch einen Glassplitter bei einer zweijährigen Taube. Spallanzani konnte nun zeigen, dass ein gewisser Schutz für die Cuticula in den Magenmuskeln gegeben ist, da es an losgelösten Häuten viel leichter gelang, mit spitzen Gegenständen perforierende Verletzungen anzubringen. Andere Forscher hatten die Meinung geäussert, dass die Steinchen im Magen diesen Schutz ausübten.

Auch über die Bedeutung dieser im Muskelmagen der körnerfressenden Vögel normaler Weise wohl nie fehlenden Steinchen hat Spallanzani bereits wichtige Aufschlüsse geliefert. Nachdem es ihm nicht gelungen war, durch über einen Monat fortgesetzte Entziehung der Steinchen dieselben ganz aus dem Magen seiner Versuchstiere zu entfernen, zog er Hühner und Truthühner auf, ohne ihnen Gelegenheit zum Verschlucken von Sand und Quarzkörnern zu geben, und fand, dass die zermalmende Kraft dieser steinchenlosen Magen hinter der normalen nicht zurückblieb. Daraus darf jedoch wohl kaum, wie es von Spallanzani geschah, geschlossen werden, dass die Steinchen zur Verdauung ganz unnötig wären und dass die Hühner dieselben nur aus Dummheit mitfrässen. Denn wenn man auch zugibt, dass Hühner ziemlich ungeschickt fressen und einzelne Körner mittelst ihrer ruckweisen, hackenden Kopfbewegungen nicht so geschickt aufzupicken vermögen als z. B. Tauben, wie ja auch das Trinken eine viel umständlichere Prozedur bei ihnen ist, so muss erstens betont werden, dass auch die übrigen körnerfressenden und mit einem Muskelmagen ausgestatteten Vögel stets für die Erneuerung ihrer Gastrolithen sorgen: ferner ist leicht einzusehen, dass gequollene Körner und anderes Material bei Vermischung mit harten und kantigen Körpern leichter und schneller zerkleinert werden müssen als ohne dieselbe, und endlich ist es, wie mir Herr Dr. Klee[1]) mitteilte, eine allgemeine Erfahrung der Hühnerzüchter, dass die Entziehung der Steinchen nachteilig auf den Gesundheitszustand der Tiere einwirkt; sie glauben, dass dieselben einen anregenden Reiz auf die Magentätigkeit ausüben, noch abgesehen von der Beschleunigung der Körnerzermalmung. Dass es jedoch selbst bei einer Mästung nicht absolut notwendig ist, den Hühnern Steinchen zuzuführen, haben die Untersuchungen von

1) Ich benutze die Gelegenheit, Herrn Medizinalassessor Dr. Klee, Direktor des veterinär-medizinischen Instituts unserer Universität, für die mehrfach erteilte freundliche Auskunft meinen besten Dank auszusprechen.

Zaitschek[1]) entschieden und ergibt sich auch schon aus der Tatsache, dass die Steinchen sich eben wochenlang im Magen halten. Es scheint eine längere Retention derselben stattzufinden, im Falle die Tiere keine Gelegenheit bekommen, von neuem solche aufzunehmen.

2. Die Muskulatur.

Ehe wir nun zu der experimentellen Analyse der Funktionen des Muskelmagens übergehen, erscheint es unumgänglich notwendig, uns über die Anatomie der Muskulatur und des Nervensystems dieses eigenartigen Organes zu verständigen, da leider auf keine zusammenfassende Darstellung verwiesen werden kann, welche für unsere Zwecke einigermassen ausreichend wäre. Die besten Beschreibungen finden sich in der ausgezeichneten Habilitationsschrift von Leopold Auerbach „De ventriculo carnoso avium" (Breslau 1863) und einer grösseren Arbeit von Cazin[2]), ferner bei Gadow[3]), kürzere Besprechungen mit Abbildungen u. a. bei Bergmann und Leuckart[4]), Vogt und Yung[5]), Gadow[6]), Gurlt[7]), Doyon[8]) und Rossi[9]).

Der Muskelmagen wird in der Literatur auch bezeichnet als: Hauptmagen, Kaumagen, ventriculus carnosus, ventricule, estomac musculaire, estomac charnu, estomac proprement dit, gésier, gizzard, ventriculo muscolare, gigerio.

1) Zaitschek, Zur Physiologie des Muskelmagens der körnerfressenden Vögel. Pflüger's Arch. 104 S. 608.

2) l. c.

3) l. c.

4) Bergmann und Leuckart, Vergleichende Anatomie und Physiologie. Stuttgart 1855.

5) Vogt und Yung, Praktische vergleichende Anatomie Bd. 2. Braunschweig 1889—1894.

6) H. Gadow, Versuch einer vergleichenden Anatomie des Verdauungssystems der Vögel. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. 13 N. F. Bd. 6 S. 138. 1879.

7) Gurlt, Anatomie der Hausvögel S. 42. Berlin 1849.

8) M. Doyon, Contribution à l'Etude des phénomènes mécaniques de la digestion gastrique chez les oiseaux. Archives de Physiol. norm. et pathol. sér. 5 t. 6. année 26 p. 869. Paris 1894.

9) G. Rossi, Ricerche sulla meccanica dell' apparato digerente del pollo. Atti della Reale Accad. dei Lincei. Ser. 5. Rendiconti. Cl. di scienze fisiche, math. e naturali t. 13 p. 357. 1904. — G. Rossi, Sulla meccanica dell' apparato digerente del pollo. Arch. di Fisiologia t. 2 p. 375. 1905.

Cuvier[1]) teilte die Muskelmagen der Vögel in einfache und zusammengesetzte. Einen einfachen besitzen die Fleischfresser (Raubvögel). Als Mittelmagen unterschied bereits Spallanzani den dritten Typus, wie er den Allesfressern (z. B. Krähen) eigen ist. Wir wenden uns zu der zweiten Art, dem zusammengesetzten Muskelmagen der Körnerfresser, und zwar zu einem besonders ausgeprägten Typus desselben, dem Magen des Haushuhns.

Ein ganz guter Vergleich für dieses Organ ist der oft angewendete mit einer bikonvexen Linse. Der Rand derselben steht beim normalen Tiere etwas links seitlich und parallel der Sagittalebene des Körpers, mit einer geringen Neigung der vorderen Kante nach rechts (s. Taf. II Fig. 1)[2]). Das ist die Lage des Muskelmagens, wie sie sich im allgemeinen beim sitzenden oder auf dem Rücken liegenden Tiere, dementsprechend auch bei der Sektion feststellen lässt. Herr Dr. Klee konnte mir dies bestätigen, teilte mir jedoch mit, dass manchmal auch andere Lagen beobachtet werden, dass z. B. eine Seite mehr vorn liege oder der ganze Magen nach dem Becken zu verschoben sei. Normaler Weise liegt derselbe ziemlich weit hinten im Abdomen, grösstenteils vom Sternum bedeckt.

Die beiden schwach konvexen Flächen der Linse sehen also nach rechts und links. (Taf. II Fig. 2 u. 3.) Sie werden beide grösstenteils von einem Sehnenspiegel bedeckt, von dessen Mitte aus die Sehnenfasern zur Peripherie hin ausstrahlen. Auerbach nennt sie die „Facies tendineae“ oder „Facies latae“. Diese beiden Sehnenflächen oder Seitenflächen berühren einander nicht an der Peripherie der Linse, sondern werden hier durch den abgeplatteten Rand derselben getrennt. Diesen nennt Auerbach die „Facies annularis“. (Taf. II Fig. 2 *f a*.) Ferner wird aus beiden Sehnenflächen am oberen und am unteren Ende je ein Sektor, etwa einem Oktanten entsprechend, herausgeschnitten und durch eine vorgewölbte Muskelfläche ersetzt. (Taf. II Fig. 2 u. 3.) Von diesen bilden die beiderseitigen unteren wie die oberen zusammen je einen sackförmigen Muskel, den unteren und oberen „Zwischenmuskel“,

1) 1835. Zit. nach Cazin, l. c. p. 183.

2) Die Bezeichnungen „rechts“, „oben“ usw. sind in der vorliegenden Arbeit stets in dem in der Gynäkologie üblichen, für unser Thema bereits von Auerbach (l. c.) definierten Sinne angewendet, so dass „vorne“ und „hinten“ mit ventral und dorsal, „oben“ und „unten“ mit kopfwärts und analwärts gelegen identisch sind; die Sagittalebene trennt die rechte und linke Seite.

„Musculus intermedius“ (Taf. II Fig. 1 u. 4, 2 u. 3 *u. Z* und *o. Z*). Diese unterbrechen demnach auch die Kontinuität der Facies annularis und teilen sie in eine vordere und eine hintere „Facies semiannularis“ (Auerbach) (Fig. 1 u. 4 *f. s. a. anterior* und *f. s. a. post.*). Die nach vorne gelegenen Hälften beider Sehnenflächen werden miteinander verbunden durch eine dicke Masse tiefroter Muskelsubstanz, deren Muskelbündel transversal zur Längsrichtung der vorderen Facies semiannularis verlaufen, so dass die letztere gewissermassen die Oberfläche dieses Muskels darstellt, während die vorderen Hälften der rechten und linken Sehnenfläche die natürlichen Querschnitte desselben bedecken, an welchen seine Fasern endigen. Wir wollen diesen Muskel den „vorderen Hauptmuskel“ nennen (Taf. II Fig. 1). In genau analoger Weise spannt sich zwischen den hinteren Hälften beider Sehnenflächen ein „hinterer Hauptmuskel“ aus (Taf. II Fig. 4 *h. H*).

In das kegelförmig ausgezogene obere Ende des oberen Zwischenmuskels mündet ein kurzer drüsenloser Kanal, der den Drüsenmagen (Taf. II Fig. 1, 5, *Dr. m.*) mit dem Muskelmagen verbindet. Auerbach[1]) hat vorgeschlagen, für diese Mündung die Bezeichnung Cardia beizubehalten, obgleich dieselbe richtiger auf die Mündung des Oesophagus in den Drüsenmagen angewendet werden müsste, da der Drüsenmagen eben schon mit zum Magen gehört.

Ebenfalls am oberen Zwischenmuskel, und zwar im vorderen unteren Winkel desselben, befindet sich der Eingang nach dem Dünndarm, der Pylorus. Die kleine Kurvatur des Muskelmagens ist bei der Nähe von Cardia und Pylorus demnach sehr kurz (Gadow), und der ganze Muskelmagen besteht eigentlich nur aus der sehr stark verdickten und herausgewachsenen Curvatura major (Auerbach l. c. S. 29).

Entwicklungsgeschichtlich macht der Muskelmagen der Hühner in ähnlicher Weise wie der Magen der Säuger eine Rotation von links nach rechts durch (Cuvier, cit. nach Gadow l. c. 1891 S. 677), so dass also ursprünglich der vordere Hauptmuskel links, der hintere rechts gelegen war. Diese Drehung kündet sich noch dadurch an, dass die Enden der beiden auf dem oberen Teile des Drüsenmagens medial verlaufenden Nervi vagi vor ihrem Übertritt auf den Muskelmagen eine beträchtliche Schwenkung nach rechts ausführen.

---

[1]) l. c. S. 6.

Diese Gründe wie die Lage des Pylorus bestimmen Gadow, die ältere Bezeichnung unserer „Hauptmuskeln“ als „Musculi laterales“, die ich zuerst bei Gurlt (l. c. S. 42) finde, und welche die meisten Autoren akzeptiert haben, beizubehalten; doch möchte ich mich auf den auch von Cazin[1]) vertretenen Standpunkt stellen und werde daher entsprechend der tatsächlichen Lage im ausgewachsenen Versuchstiere nicht von einem rechten und linken Seitenmuskel, sondern stets nur von einem vorderen und hinteren Hauptmuskel reden. Gerade bei einer physiologischen Untersuchung über ein so kompliziertes Organ wird die strenge Einhaltung unzweideutiger Bezeichnungen unerlässlich sein. Welche Missverständnisse sonst leicht entstehen können, geht aus Cazin'schen Beobachtungen hervor, welche ich allerdings nie bestätigen konnte. Cazin[2]) gibt an, dass der Magen, wenn man einem Huhn in Rückenlage das Abdomen eröffnet, aus der Stellung auf der Kante nach rechts herüber sinkt, so dass z. B. der vordere Hauptmuskel der rechte Seitenmuskel wird. Man braucht nur zu bedenken, dass nach der entwicklungsgeschichtlichen Bezeichnung unser vorderer Hauptmuskel der linke Seitenmuskel war, um die Gefahr der Verwechslungen zu erkennen. Diese Gefahr ist begreiflicherweise bei unserer Benennung ziemlich ausgeschlossen, da vom embryonalen Zustande an erst eine dreimalige Drehung um einen rechten Winkel die Umkehrung des vorderen in einen hinteren Hauptmuskel bewirken könnte.

Die Wichtigkeit einer genauen Unterscheidung beider Hauptmuskeln ergibt sich aus ihrer beträchtlichen Asymmetrie, welche schon Cuvier[3]) bekannt war und für ein funktionell gegensätzliches Verhalten beider Muskeln spricht. Wie ein Sagittalschnitt durch das ganze Organ leicht erkennen lässt, nimmt nämlich der vordere Hauptmuskel von oben nach unten bedeutend an Dicke ab, während der hintere sich in umgekehrtem Sinne verändert, also am unteren Ende den grössten Querschnitt zeigt. (Taf. II Fig. 5, vgl. auch die Abbildungen bei Cazin, Doyon, Rossi, Marshall.) Wieweit sich diese Asymmetrie auch funktionell geltend macht, soll später besprochen werden. Dieselbe prägt sich ferner noch dadurch aus, dass der vordere, sich nach unten verdünnende Muskel mit einer

1) l. c. S. 186.
2) l. c. S. 190.
3) Zit. nach Doyon, l. c. S. 872.

nur geringen Einsenkung in den unteren Zwischenmuskel übergeht, während er sich gegen den oberen durch eine tiefe Furche scharf absetzt. Umgekehrt trennt den hinteren Hauptmuskel eine tiefere Incisur vom unteren Zwischenmuskel. Demgemäss sind also die Incisura anterosuperior und posteroinferior bedeutender ausgebildet als die Incisura anteroinferior und posterosuperior (Taf. II Fig. 1—5).

Aus Fig. 5 ist endlich leicht ersichtlich, dass die Höhle des Magens durch die Asymmetrie der Hauptmuskeln eine S förmige Biegung erhält.

Auf die feinere Struktur der Elemente des zusammengesetzten Muskelmagens werden wir später noch einzugehen haben.

3. Das Nervensystem.

In erster Linie müssen wir jetzt noch einen orientierenden Blick auf das Nervensystem des in Rede stehenden Organes werfen, da dessen Kenntnis sich für die Beurteilung der Funktionen des Magens als von grösster Bedeutung erweist.

Als Auerbach seinen „Plexus myentericus" im Darm gefunden hatte, suchte er ein analoges, „gleichsam zentrales" Organ auch in anderen sich peristaltisch bewegenden Teilen und wurde so auch zum Entdecker des Plexus myogastricus, welchen er zuerst am Magen des Menschen und Kaninchens und am Drüsenmagen der Taube nachweisen konnte. Von der motorischen Funktion der gefundenen Plexus überzeugt, hoffte Auerbach einen solchen in besonderer Ausprägung an der gewaltig entwickelten Muskulatur des Magens der Körnerfresser vorzufinden, und es gelang ihm auch, denselben in ausgezeichneter Weise am Hühnermagen zur Darstellung zu bringen[1]).

Die Präparation beschränkt sich auf Einlegen eines frischen Hühnermagens in Essigsäure oder verdünnte Schwefelsäure und Abziehen des peritonealen Überzuges mit dem Fettgewebe und den grösseren Zweigen der Gefässe. In der Säure nehmen die Muskeln eine gelatinöse Konsistenz an, behalten aber noch wochenlang eine dunkle Farbe, und die weiss werdenden Nerven treten in ihrem ganzen Zusammenhange auf dem dunkleren Grunde hervor, ein „spectaculum elegans", wie Auerbach das zierliche, schon dem

1) l. c. S. 10 ff.

blossen Auge sich darbietende Gebilde mit vollem Rechte bezeichnet[1]).

Die beiden Nervi vagi, welche sich auch schon mit dem Plexus oesophageus an der Vorderseite der Speiseröhre verbinden, verlaufen nebeneinander entlang der Mitte des Drüsenmagens (Taf. II Fig. 1) und wenden sich dann nach der rechten Seite der Cardia. Die beiden Endäste senken sich in die Incisura anterosuperior hinein, wo einige sternförmige Ganglien ihre letzten Verzweigungen aufnehmen. Von diesen aus spinnt sich ein reichlicher Plexus nach rechts und links um den oberen Zwischenmuskel herum, ein stärkeres Nervenbündel tritt an den Dünndarm, während eine dichtgedrängte Masse von Fasern mit rechtwinkliger Aufwärtsbiegung aus der Inzisur hervorsteigt und in der Mitte der vorderen Facies semiannularis, auf der Kante des Muskelmagens, dahinzieht. Auch hier verflechten sich die Fasern weiter und bilden längliche polygonale Maschen. Wo endlich die halbringförmige Fläche auf den unteren Zwischenmuskel übergeht, da strahlen die Nerven nach allen Seiten auf die Oberfläche desselben aus (Taf. II Fig. 1), um sich auf der höchsten Zirkumferenz des Muskels mit dem von der hinteren unteren Inzisur ausstrahlenden Geflechte zu verbinden (Taf. II Fig. 2 und 3). Auch in dieser drängen sich die Nerven besonders dicht (Taf. II Fig. 4) und entsenden längs der hinteren Magenkante ein dem vorderen entsprechendes langgezogenes Geflecht, welches sich beim Übergange auf den oberen Zwischenmuskel wieder auflöst und mit den Zweigen aus der vorderen Inzisur verspinnt. Auch auf den Drüsenmagen setzt sich dieses Geflecht noch fort.

So bildet der ganze oberflächliche Plexus einen Ring aus Netzwerk mit zwei einander gegenüber eingeschalteten spindelförmigen Erweiterungen. Die Beschränkung dieses „Plexus myogastricus inferior“ Auerbach (zum Unterschiede von dem „Plexus myogastricus superior“ des Drüsenmagens) auf die von ihm eingenommenen Flächen sieht Auerbach darin erklärt (S. 27), dass der Muskelmagen als die bei völligem Mangel der Längsmuskulatur enorm verdickte und in eine vordere und hintere Masse (unsere Hauptmuskeln) geteilte Ringmuskulatur aufzufassen ist, deren Oberfläche auf die

1) Da diese Darstellung des Auerbach'schen Plexus myogastricus, wie man sieht, überaus einfach und mühelos und in fünf Minuten fertig ist, so möchte ich nicht versäumen, darauf hinzuweisen, dass dieselbe als am klassischen Objekte sich sehr zur Demonstration, zu Kurszwecken usw. eignet.

Facies annularis und die Zwischenmuskeln reduziert ist, daher nur diese Flächen vom Nervengeflechte bedeckt sind. Auerbach sah auch bereits die Fasern in die Muskeln eintreten, doch hat erst Doyon (l. c. S. 873) die Nerven und kleine Ganglien in der ganzen Dicke der Muskulatur nachgewiesen. Er bediente sich dabei der Vergoldung, eines Pikrinsäure-Osmiumsäuregemisches und der Golgi-Methode. Doyon bildet freie Endigungen an den glatten Muskelbündeln ab (S. 874). Er hebt auch die Beteiligung der sympathischen Nerven an dem Plexus hervor; sie treten von den Gefässen aus in ihn ein. (In Fig. 1 *sy* [Taf. II] sind einige abgeschnittene Splanchnicusästchen dargestellt, im übrigen sind die ausserhalb des Plexus verlaufenden sympathischen Nerven in den Abbildungen weggelassen.)

C. Die Bewegungen der Magenmuskeln.

Die Funktion des Muskelmagens haben die älteren Forscher (Hunter)[1]) einfach mit der einer Mühle verglichen, und zwar nicht nur hinsichtlich seiner Wirkung, sondern auch des Mechanismus seiner Bewegung. Man glaubte, dass die den beiden Hauptmuskeln anliegenden Teile der Cuticula, die Reibeplatten, welche als wirkliche Platten in den einzelnen Gattungen der Körnerfresser sehr verschieden ausgebildet sind, bei den Hühnern und Tauben z. B. nur angedeutet, bei den Enten schon stärker entwickelt, dass diese Reibeplatten sich durch die Muskeltätigkeit in entgegengesetzter Richtung um dieselbe Achse drehten und so mit Hilfe der Steinchen die Körner zermahlten. Andere haben wohl an eine seitliche Verschiebung gedacht. Garrod[2]) wies darauf hin, dass gemäss der Anordnung der Muskelfasern von seitlichen Bewegungen nicht die Rede sein könne, spricht allerdings nachher in einer Anmerkung (S. 529) für Schwan und Gans doch von einem „slight up and down movement" der Hauptmuskeln, welche „slide slightly on one another, the one mass rising while the other descends". Er fasst den Magen sonst als einfaches Quetschorgan auf, das durch den Druck der Hauptmuskeln gegeneinander den Inhalt zerdrückt, und kommt allein durch die äussere Betrachtung schon zu dem Schlusse, dass die beiden Zwischenmuskeln das Futter

1) Zit. nach Garrod S. 525, siehe Anmerkung 2.

2) A. H. Garrod, On the mechanism of the gizzard in Birds. Proceedings of the Zool. Soc. of London 1872 p. 525.

in die eigentliche Magenhöhle zwischen den Hauptmuskeln hineinpressen. Seitdem haben nur Doyon[1]) und Rossi[2]) den Gegenstand mit Erfolg behandelt, ohne jedoch mit völliger Sicherheit zu einer klaren Auffassung der Magenbewegungen zu gelangen.

I. Untersuchungen am laparotomierten Tiere und am überlebenden Magen.

Man fragt sich vielleicht, warum man nicht einfach einem Huhne das Abdomen eröffnet hat, um durch direkte Beobachtung zum Resultate zu kommen. Das hat bereits Reaumur (p. 295) getan, in der Erwartung, „des dilatations et des contractions successives, analogues à celle du coeur" beobachten zu können. Er hielt sogar den Muskelmagen über eine Viertelstunde lang zwischen Daumen und Zeigefinger, welche er in die Bauchhöhle eingeführt hatte, doch fühlte er „ni pulsation, ni glissement". Nur bei einem Kapaun, dessen Magen er, ohne ihn zu verrücken, freilegen konnte, glückte es ihm, Bewegungen daran zu beobachten: „Je vis des portions de ce viscère se contracter, s'applatir, et se dilater ou relever ensuite: j'ai vu des cordons charnus se former à la surface, parcequ'il s'y faisoit des enfoncemens qui les séparoient, j'ai vu ces cordons marcher, ce me sembloit, comme des ondes, mais très lentement" (p. 295).

Spallanzani konnte in derselben Weise nur bei zwei Truthühnern unbestimmte Bewegungen wahrnehmen. Er meint, dass dieses negative Resultat gar nicht verwundern dürfe, „wenn man nur erwägt, in was für Krankheitsumständen sich diese Tiere an ihren Bauchwunden während der Beobachtung befinden müssen" (S. 31).

Erst zahlreiche Versuche haben mir gezeigt, dass diese „Krankheitsumstände" in einer direkten oder reflektorischen Hemmung bestehen. Auch ich habe nur an einer laparotomierten Henne, nachdem die letzte direkte Reizung des Muskelmagens bereits seit acht Minuten vorüber war, mit grösster Wahrscheinlichkeit als spontane Kontraktionen anzusprechende Bewegungen beobachtet; doch habe ich sonst weder bei Tauben noch Hühnern

1) l. c. und Recherches expérimentales sur l'innervation gastrique des oiseaux. Ebenda p. 887.

2) l. c. S. 356, 402, 473 und 1905, Bd. 14 S. 36.

nach Eröffnung der Bauchhöhle spontane Bewegungen sehen können; allerdings hatte ich die Tiere meistens mit Äther oder Chloroform betäubt, aber auch nachdem ich gefunden hatte, dass die Magenbewegungen in der Narkose überhaupt aufhören, kam ich dem erwünschten Ziele nicht näher, wenn ich die Laparotomie ohne Narkose ausführte. Bei Tauben ist letzteres wegen der Empfindlichkeit der Tiere nicht gut möglich, und bei Hühnern, welche sich nur an der äusseren Haut für Schnitt und Naht empfindlich zeigen, eine vorsichtige Laparotomie daher ohne jede Narkose gestatten, auch ohne durch plötzliche Fluchtbewegungen zu stören, musste ich stets den Magen von umgebendem Fettgewebe befreien und etwas unter dem Brustbein hervorziehen, konnte ihn also nie ohne einige Zerrung und mechanische Beeinflussung in genügender Weise freilegen. Auch am frisch getöteten Tiere herrscht völlige Ruhe im Gebiete der Magenmuskeln, selbst wenn sich gleichzeitig der Dünndarm noch in starker Peristaltik bewegt. Ferner hat auch das Einlegen in körperwarme physiologische Kochsalzlösung oder Ringer-Locke'sche Lösung — ich benutzte wie Magnus (Pflüger's Arch. Bd. 102 S. 125) das Rezept: Kochsalz 0,9 %, Natriumbicarbonat 0,03 %, Chlorcalcium 0,024 %, Chlorkalium 0,042 % — am isolierten Muskelmagen keine ausgiebigen Kontraktionen mehr zur Folge, verlängert auch kaum die Erregbarkeit für mechanische und elektrische Reize, da einigermassen ausgiebige Bewegungen meist so wie so im Laufe der ersten Viertelstunde durch die sich schnell entwickelnde Totenstarre vereitelt werden. Elektrische Reize habe ich auch mehrfach in situ angewandt, indem ich den Magen an verschiedenen Stellen mit tetanisierenden Induktionsströmen direkt (bezw. den Plexus) reizte, und ich habe dadurch auch wichtige Aufschlüsse erhalten, doch entfernt sich die so hervorgerufene Muskeltätigkeit in mancher Beziehung vom normalen Typus. Etwas näher kommen demselben die durch Reizung des Vagus ausgelösten Bewegungen, aber auch sie gestatten natürlich ohne weitere Bestätigung keine bindenden Schlüsse auf die Gesamtheit der normalen Vorgänge. Dass der Vagus auf den Muskelmagen der Hühner einen motorischen Einfluss ausübt, hat Doyon in einwandfreien Versuchen bereits nachgewiesen (l. c.).

II. Untersuchungen mittels der Ballonsondenmethode.

1. Technik der graphischen Registrierung.

Die sichersten Ergebnisse lieferte mir für die Analyse der normalen Magenbewegungen die Palpation durch die Bauchdecken hindurch, wie ich sie an geeigneten Objekten mit Erfolg ausführen konnte, doch habe ich die exaktesten Resultate der graphischen Registrierung mittels der ebenso fruchtbaren wie einfachen Ballonsondenmethode zu verdanken, welche Ranvier[1]) zuerst anwandte, und die auch bereits Doyon und Rossi bei Hühnern zu guten Beobachtungen geführt hat. Zu den meisten Versuchen verwendete ich einen 42 cm langen, nicht zu weichen Gummischlauch mit dem Durchmesser 6 mm. Über oder unter das eine Ende desselben, welches auf ein kurzes Stück eines Gänsefederkiels gestreift wurde, schob ich das offene Ende einer birnförmigen Gummipipette, wie sie zu photographischen Zwecken vorrätig zu haben sind; sie haben eine Länge von 3,9 cm, und ihr grösster Durchmesser beträgt 1,6 cm. Die so übereinander geschobenen Enden des Schlauches und der Pipette wurden mit einem feinen Silberdraht auf dem Federkielstückchen festgeschnürt. Man kann noch bedeutend grössere Ballons einführen, nur bekommt man dann natürlich bei direkter Luftübertragung übermässig grosse Hebelausschläge.

Diese Ballonsonde führte ich mittels einer darin befindlichen, an der Spitze knopfförmig verdickten Fischbeinsonde der in Rückenlage aufgebundenen Versuchshenne durch Schnabel, Kropf und Drüsenmagen in den Muskelmagen ein, was übrigens bei diesen Tieren keinerlei derartige unangenehme Sensationen hervorruft wie etwa beim Menschen. Zuweilen ereignet es sich indessen, dass nach der ersten derartigen Sondierung eine Stagnation des Futters und Saftes im Kropfe eintritt, was wohl auf eine Lähmung der Kropfbewegungen zurückgeführt werden muss. Dieser Zustand ist durch Auspressen des Kropfes durch den Schnabel oder operative Entfernung des Inhaltes leicht zu beseitigen. Oft verfängt sich die Sondenspitze seitlich im Kropf; man darf dann keine Gewalt anwenden, sondern muss von aussen den leicht durchzufühlenden Ballon vor die Mündung des Oesophagus bringen. Dann gelingt das Weiterführen bei leerem

1) Zit. nach V. Ducceschi, Sulle funzione motrici dello stomaco. Arch. per le scienze med. vol. 21 p. 124. 1897.

wie gefülltem Kropfe ausnahmslos. Einen „falschen Weg“ habe ich nie dabei gebahnt. Derartige Verletzungen kommen, wie Doyon (l. c. S. 875) berichtet, bei Tauben häufig vor, bei welchen man daher eigentlich nach jedem Versuche die Lage des Ballons durch die Autopsie kontrollieren müsste. Unter anderen aus diesem Grunde habe ich meine Kurvenversuche sämtlich an Haushennen ausgeführt. Irrtümer betreffs der geglückten Einführung des Ballons in den Muskelmagen können hier nicht unterlaufen, da die Sondenspitze erst in diesem einen bemerkenswerten Widerstand findet und anderseits infolge der seitlichen Lage des Pylorus keinesfalls in den Darm hineingerät. Ferner hat man an der Länge des eingeführten Sondenteiles einen Anhaltspunkt. Sie beträgt, nach der Grösse der Tiere wechselnd, vom Sondenknopf bis zum Schnabelwinkel ca 26—28 cm bei eingezogenem Kopfe, ca. 36 cm bei gestrecktem Halse. Ausserdem kann man durch Druck von aussen auf den Magen leicht feststellen, ob der Schreibhebel dementsprechend ausschlägt. Endlich zeigt sich der Ballon bei den mit Körnern gefütterten Hennen, deren Magenverdauung noch nicht beendet ist, beim Herausziehen stets mit Körnertrümmern beklebt, die als typischer Muskelmageninhalt gelten können.

Die Fischbeinsonde muss natürlich kürzer sein als der Sondenschlauch, damit dessen freies Ende mit einem Marey'schen Tambour verbunden werden kann, von welchem aus der Schreibhebel seine Bewegungen am Hering'schen Kymographion aufzeichnet. Da es mir in erster Linie auf die Untersuchung des Rhythmus und des Typus der Kurven ankam, konnte ich die Methode noch vereinfachen, indem ich auf die Einschaltung eines Manometers, wie sie Doyon und Rossi angewandt haben, ebenso auf die Wasserfüllung des ganzen Apparates verzichtete. Auch bei Anwendung dieser beiden Einrichtungen wird man nur schwer zu einer im strengsten Sinne absolut exakten Vergleichbarkeit der Kurven gelangen, da der Magen nie ganz leer ist, sondern zum mindesten einige Steinchen enthält, zwischen welchen der Ballon mehr oder weniger komprimiert wird, und da ferner die Lage desselben sich während der Dauer eines längeren Versuches meist etwas ändert und überhaupt für gewöhnlich schwer zu sagen ist, ob der grösste Teil des Ballons sich in der Hauptmagenhöhle oder in einem der sackartigen Zwischenmuskeln befindet.

Es mag noch erwähnt werden, dass der Ballon, wenn man mit

Luftübertragung arbeitet, innerlich mit etwas Talkum bestreut werden muss, um das Zusammenkleben seiner Innenflächen, das sonst unter dem gewaltigen Drucke leicht vorkommt, zu verhüten, dass ferner der Ballon öfters erneuert werden muss, weil er von den kantigen Steinchen durchlöchert wird. Dieses Ereignis gibt sich in der Kurve stets durch ein steiles Absinken zu erkennen, da die Luft bei der Kontraktion des Magens aus dem Ballon heraus in den Magen gepresst wird, ohne bei der Erschlaffung des Magens durch die sich ventilartig verschliessende Verletzungsstelle wieder eintreten zu können.

Eine vollkommene Immobilisation der in gewöhnlicher Weise auf ein Brett aufgebundenen Tiere durch Curare, wie sie Doyon notwendig fand, ist bei den meisten Versuchen nicht erforderlich und um so weniger erwünscht, als gerade wiederholte Versuche am gleichen Individuum oft die besten Aufschlüsse geben. Rossi „hypnotisierte" die Hühner durch eine oszillierende Flamme. Ich fand, dass eine Henne, wenn sie erst einmal durch das experimentum mirabile[1]) bewegungslos gemacht ist, meist nur durch stärkere Reize zu Fluchtbewegungen veranlasst wird. Allerdings macht sich bald eine Gewöhnung an die anfangs ungewohnte Lage geltend, so dass z. B. ein Huhn, welches eine Woche lang täglich zu Versuchen gedient hat, nicht mehr so ruhig bleibt wie anfangs. Dann genügt es aber meistens, wenn man dem Tiere die gespreizten Finger oder einen Wattebausch vor die Augen hält oder den Kamm vorsichtig mit zwei Fingern fixiert, um den Hemmungsapparat dieser psychologisch so merkwürdigen Tiere in einen ausreichenden Tonus zu versetzen.

Eine besondere Fixierung des Kopfes habe ich nie angewendet, da kleinere Bewegungen desselben in der Kurve keinen Ausdruck finden. Immerhin kann es sich ereignen, dass eine plötzliche Bewegung oder ein Geräusch in der Umgebung das Versuchstier aufschreckt und zu Reizungen oder Hemmungen Anlass gibt, welche sich unliebsam in der Kurve markieren. Um ganz sicher zu gehen, müsste man also natürlich curaresieren. Der einzige Curareversuch, welchen ich anstellte, wurde durch die den Muskelmagen lähmende Atropinwirkung des verwendeten Merck'schen Curare, die wir auch schon anderweitig erfahren hatten, vereitelt. Mich haben die Be-

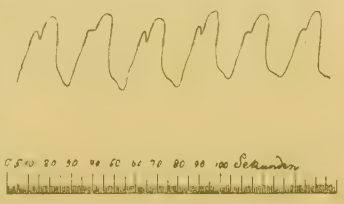
1) Vgl. Verworn, Allgemeine Physiol. 4. Aufl. S. 529. Jena 1903.

wegungen der Tiere nur bei zentralen Vagusreizungen, nach welchen sie natürlich besonders leicht auftreten, oft wesentlich gestört; im übrigen habe ich auch die Laparotomien, Vaguspräparationen und -reizungen ohne Curare ausführen können.

2. Die Form der Magenkurven.

a) Die normale Kurve.

Wenn man nun mittels der beschriebenen Methode die Druckschwankungen des im Muskelmagen befindlichen Ballons registriert, so beobachtet man normalerweise ein rhythmisches Ansteigen und Absinken des Hebels, welcher eine Kurve von charakteristischer Form aufzeichnet. (Siehe Kurve 1.)[1]) Ein steiler Anstieg, unterbrochen von einem kurzen Stillstande des Hebels, wird von einem noch steileren Abfall gefolgt, dessen letztes Drittel jedoch meist etwas gedehnt erscheint. Sobald die Abszisse wieder erreicht ist, beginnt ein neuer Anstieg; wir werden sehen, dass sich hier unter gewissen Bedingungen eine Pause einschaltet, wodurch die zeitliche Differenz zwischen dem Beginne eines Anstiegs und dem des nächsten über das Normalmass hinausgeht. Für gewöhnlich beträgt dieser Rhythmus 20 bis 30 Sekunden.



Kurve 1. Henne 25. Anakrote Normalkurve.

Der beschriebene anakrote Typus ist zwar der häufigste, doch nicht der einzige, welcher die Bezeichnung „normal" verdient. Oft erhält man auch katakrote, dagegen seltener mono-

1) Sämtliche Kurven sind an Haushennen mit der Ballonsondenmethode gewonnen und bei gleicher Geschwindigkeit des Kymographions aufgenommen. Als Massstab diene die Zeitmarkierung in Kurve 1. Nur Kurve 46 ist, wie die dort angegebene Markierung zeigt, bei schnellerem Gange geschrieben. — *Z.* und *H.* bedeutet, dass gleichzeitig mit dem betreffenden Kurvenanstieg die Kontraktion des unteren Zwischenmuskels bezw. der Hauptmuskeln palpatorisch oder durch direkte Beobachtung nachgewiesen wurde. — *B.* bedeutet eine plötzliche Bewegung des Versuchstieres. — *V.* Vagus. — *p. V.* periphere Vagusreizung. — *c. V.* zentrale Vagusreizung. *R. A.* Rollenabstand des Schlitteninduktoriums. — Zur Vergleichung sind die Nummern der Versuchshennen beigefügt. Die Kurven sind sämtlich von links nach rechts zu lesen. Die Kurven sind alle in gleichem Masse verkleinert. (2/3 der Originale.)

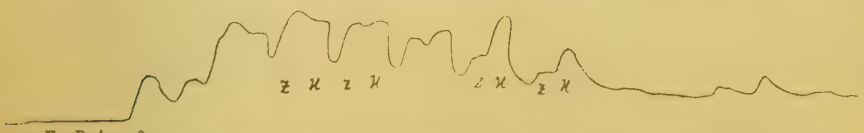
krote Kurven. Da die konstante Erscheinung des Dikrotismus auf die Beteiligung verschiedener Vorgänge am Mechanismus der Magenbewegungen hinwies, suchte ich zunächst die Ursachen dieses Dikrotismus näher aufzuklären. Doyon führt bereits vermutungsweise die auf dem ansteigenden Kurvenschenkel ausgeprägte Erhebung auf die Kontraktion der Magenenden (Zwischenmuskeln), besonders die des oberen, zurück. Durch die direkte Beobachtung am laparotomierten wie durch Palpation am unverletzten Tiere gelangte ich zum Ziele, den Dikrotismus genauer zu analysieren.

Analyse des Dikrotismus durch Palpation. Ein günstiges Objekt bot sich mir in einer sehr mageren, doch im übrigen munteren Henne, welche bereits zwei Laparotomien und eine linksseitige Vagusdurchschneidung ohne bemerkenswerte Beeinträchtigung ihres Wohlbefindens überstanden hatte; Wundeiterung oder septische Peritonitis sind mir bei Hühnern selbst bei völliger Vernachlässigung jeglicher Asepsis oder Antisepsis wie auch jeder besonderen Nachbehandlung niemals vorgekommen. Die Wunden heilen grösstenteils per primam, und eine eben laparotomierte Henne frisst mit gewohntem Appetit. Was die einseitige Vagusdurchschneidung betrifft, so werden wir noch sehen, dass deren nachteilige Folgen in drei Tagen wieder ausgeglichen sind. Bei dieser Henne nun war es durch Verwachsung ihres peritonealen oder bindegewebigen Magenüberzuges mit der Narbe des parietalen Peritoneum bezw. der äusseren Haut zu einer Ventrofixation des Muskelmagens gekommen, und ich bemerkte vier Wochen nach den erwähnten Eingriffen gelegentlich, dass sich die Bewegungen desselben durch das Vordrängen und Zurückweichen des die Haut vorwölbenden Tumors schon äusserlich verrieten. Auch war der Magen dementsprechend sehr leicht zu palpieren. Die normale Stellung hatte sich nur insofern geändert, als der untere Zwischenmuskel sich mehr nach vorne gedreht hatte[1]). Wenn ich nun auf diesen den Zeigefinger der rechten Hand legte, so konnte ich gleichzeitig mit dem Daumen die rechte Seite des vorderen Hauptmuskels, mit dem Mittelfinger die Kante oder die Seiten des hinteren Hauptmuskels betasten. Nun fühlte ich unzweideutig, wie während des in der Kurve beginnenden Anstieges der Zwischenmuskel sich abflachte und dem tastenden Zeigefinger entwich, um dann gleichzeitig mit der zweiten Erhebung wieder mächtig

1) Diese Situationsdiagnose wurde vier Tage später bei der Sektion bestätigt.

anzuschwellen und prall gegen die Fingerkuppe zu drängen. Mit letzterer Bewegung gleichzeitig fühlten aber die anderen Finger eine seitliche Abplattung der Hauptmuskeln und eine beträchtliche Verschärfung ihrer Kanten, der halbringförmigen Flächen. Die Vorgänge wiederholten sich mit völliger Regelmässigkeit und liessen keine andere Deutung zu, als dass sich bei jeder Magenrevolution zunächst der untere Zwischenmuskel zusammenzieht, wodurch natürlich sein Inhalt in die eigentliche Magenhöhle geschoben werden muss, und dass dann die gleichzeitige Kontraktion beider Hauptmuskeln erfolgt, deren gewaltigem Drucke der Mageninhalt wieder teilweise in den Zwischenmuskel entweicht, der sich dadurch prall hervorwölbt. Am nächsten Tage auskultierte ich den unteren Zwischenmuskel mit Hilfe des Stethoskops und hatte bei seiner Kontraktion deutlich den Eindruck eines sich entfernenden reibenden Geräuschs, während ich bei seinem Vorprallen durch die Tätigkeit der Hauptmuskeln ein heranbrausendes Knirschen und Krachen vernahm.

Analyse am laparotomierten Tiere. Die geschilderten Versuche bestätigten und ergänzten bereits Ergebnisse, zu welchen



Kurve 2. Henne 25. Laparotomie ohne Narkose. Reizung am vorderen Hauptmuskel. Allmähliche Umkehr des katakroten in anakroten Typus.

ich an einer anderen Henne gekommen war. Bei diesem ebenfalls sehr mageren Tiere hatte ich den Magen ohne Narkose freigelegt, indem ich ihn nach dem medianen Schnitte durch die Bauchdecken und zwei schrägen Schnitten entlang den Brustbeinrändern etwas vom Bindegewebe befreite und hervorzog. Wie gewöhnlich lag er nach diesem Eingriffe in völliger Ruhe. Ich reizte nun am vorderen Hauptmuskel 15 Sekunden lang mit tetanisierenden Induktionsströmen („Chromsäuretauchelement", Schlitteninduktorium). Nach einer Latenzzeit von 50 Sekunden begann eine Reihe rhythmischer Magenbewegungen, welche sämtlich dikrote, teils anakrote, teils katakrote Kurven ergaben (s. Kurve 2). Ich konnte bei diesem Versuche nur den vorderen Hauptmuskel und den unteren Zwischen-

muskel beobachten. Die Kontraktion des letzteren entsprach stets der ersten, die des Hauptmuskels der zweiten Erhebung in der Kurve, sowohl beim katakroten wie beim anakroten Typus. In Kurve 2, wie in allen anderen, ist dies nur da mit Buchstaben, Z = Zwischenmuskel, H = Hauptmuskel, bezeichnet, wo ich es mit Sicherheit gesehen oder gefühlt habe.

Im Anfang der Magenbewegung bildet sich nun zunächst eine transversale Furche über der Mitte des Zwischenmuskels, welcher sich dann völlig abflacht und an seinem Übergange in die vordere Halbringfläche verbreitert, von wo aus der äussere (untere) Rand des Zwischenmuskels herangezogen wird. Von hier aus scheint die Welle auf die sich jetzt kontrahierenden Hauptmuskeln überzugehen. Am laparotomierten Tiere konnte ich weiter sehen, was schon bei dem vorigen Versuche erwähnt wurde, dass nämlich bei der Aktion der Hauptmuskeln ihre Kante sich bedeutend verschärft und der untere Zwischenmuskel prall hervorgewölbt und gleichsam abgeschnürt wird, so dass es sogar anscheinend zu einer kurzen venösen Stauung in demselben kommt.

Dass beide Hauptmuskeln gleichzeitig wirken, hatten auch bereits die obigen Beobachtungen ergeben. Ich konnte es ferner an Tauben bestätigen, deren Magen ich durch Vagusreizung in Bewegung brachte. Bei diesen Vögeln liegt der Muskelmagen ebenfalls parallel der Sagittalebene des Körpers, doch etwas nach vorn oben rotiert, so dass beide Hauptmuskeln bei der Laparotomie zum Vorschein kommen. Auch infolge des bei Tauben meist geringer entwickelten Fettgewebes in der Magengegend sind hier die Verhältnisse einfacher zu überschauen.

Die gleichzeitige Kontraktion beider Zwischenmuskeln habe ich bisher stillschweigend vorausgesetzt. Ich kann mich dabei jedoch auf Kurven von Rossi[1]) berufen. Der obere Zwischenmuskel ist in situ nur schwer freizulegen, da er grösstenteils von Leberlappen bedeckt ist und schon ziemlich weit unter dem Brustbein versteckt liegt. Doch würde mit Assistenz gewiss auch diese Operation zum Ziele führen. Dass sich, wie die Hauptmuskeln, so auch die Zwischenmuskeln immer zur gleichen Zeit bewegen, ist

1) l. c. S. 379.

mit grösster Wahrscheinlichkeit auch aus den Kurven zu erschliessen, da deren relative Einfachheit sich kaum mit weiteren Komplikationen der Bewegung vertrüge.

b) Anakroter, monokroter, katakroter und trikroter Typus der Magenkurve.

Die Tätigkeit der Hauptmuskeln beginnt nun gewöhnlich in dem Augenblicke, wo die Kontraktion der Zwischenmuskeln eben der Erschlaffung weicht. Doch ist dies keineswegs immer der Fall. Es ist leicht einzusehen, dass es für den Typus der Kurven hauptsächlich in Betracht kommt, in welchem Stadium der Erschlaffung der Zwischenmuskeln sich die Hauptmuskeln wirksam zusammenziehen. Von vielleicht ebenso grosser Wichtigkeit ist ferner der Umstand, dass sich beide Muskelpaare nicht immer mit maximaler, sondern mit oft sehr wechselnder Kraft kontrahieren. Sowohl diese Erscheinung wie auch das Einsetzen der Hauptmuskelaktion in verschiedenen Stadien der Zwischenmuskelerschlaffung konnte ich mehrfach palpatorisch und durch direkte Beobachtung bestätigen. Es brauchen diese Verschiedenheiten nicht einmal die Folgen von wesentlichen Eingriffen zu sein. Wenn in normaler Weise die Aktion der Hauptmuskeln die der Zwischenmuskeln ablöst, superponiert sich in der Kurve die erstere der letzteren (s. Kurve 1). Dabei macht sich ein anakroter Dikrotismus geltend, jedenfalls dadurch bedingt, dass die beginnende Kontraktion der Hauptmuskeln nicht gleich genügt, den durch die Erschlaffung der Zwischenmuskeln stark sinkenden Druck völlig auszugleichen und zu überwinden. Je später dies den Hauptmuskeln gelingt, desto deutlicher kann vorher noch die Erschlaffung der Zwischenmuskeln

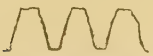
Kurve 3. Henne 25. Anakrote Normalkurve.

Kurve 4. Henne 34. Dikrote Kurve. Spätes Einsetzen der Hauptmuskelkontraktion.

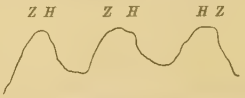
Kurve 5. Henne 28. Anakr. Kurve. Spätes Einsetzen der Hauptmuskelkontraktion.

in der Kurve zum Ausdruck kommen, desto tiefer wird die anakrote Einsenkung derselben, desto weniger überragt der zweite Gipfel den ersten (s. Kurve 3, 4, 5). Diese Unterschiede hängen also nachweislich von der Schnelligkeit und Kraft der einsetzenden Hauptmuskelaktion ab.

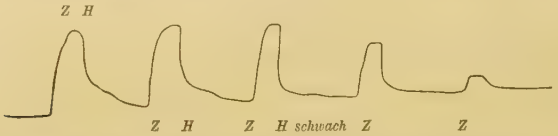
Wenn dagegen die Zwischenmuskeln sich stark kontrahieren und hierin verhältnismässig nur schwach von den Hauptmuskeln gefolgt werden, so kann die anakrote Einsenkung verstreichen, und der Gipfel der Kurve zeigt eine dachförmige Abflachung, wenn der steigende Druck der Hauptmuskeln den sinkenden der Zwischenmuskeln gerade ausgleicht (s. Kurve 6), oder aber eine langsame Abrundung, wenn die Aktion der Hauptmuskeln zu schwach ist, um die Druckabnahme auszugleichen, geschweige zu überwinden (siehe Kurve 7, 16); dann ergibt sich ein monokroter Typus der Kurve.



Kurve 6. Henne 25. Monokrote Kurve mit dachförmigem Gipfel.



Kurve 7. Henne 19. Fast monokrote Kurve mit abgerundetem Gipfel.

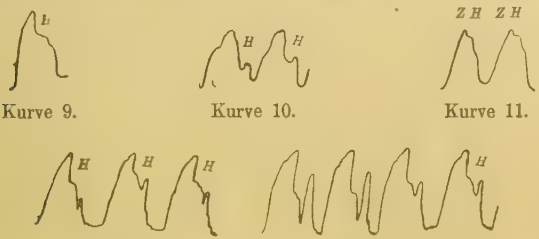


Kurve 8. Henne 25. Laparotomie. Reizung am unteren Zwischenmuskel. Monokrote Kurven bei Aufhören der Hauptmuskelkontraktionen.

Die Richtigkeit dieser Deutung des letzteren geht aus der Serie von fünf Kurven (8) hervor, welche ich am laparotomierten Tiere 160 Sekunden nach direkter Reizung am unteren Zwischenmuskel gewann. Dabei konnte ich sehen, wie das erste und zweite Mal der vordere Hauptmuskel sich noch mässig kontrahierte, beim dritten Male bereits schwach, bei den folgenden nicht mehr wahrnehmbar. Dementsprechend verlor schon die 2. Kurve völlig ihren dikroten Typus, abgesehen von der minimalen Erhebung auf dem absteigenden Schenkel, welche vielleicht noch auf die Tätigkeit der Hauptmuskeln zurückgeführt werden muss. Bei den isolierten Zwischenmuskelkontraktionen blieb die Kurve selbstverständlich monokrot.

Endlich können die Kurven katakrot werden, wenn die Tätigkeit der Hauptmuskeln erst spät, d. h. nach beträchtlichem Vorschreiten der Zwischenmuskelerschlaffung, einsetzt oder zur Wirkung kommt (s. 9, 2, 10). In der Kurvenserie 2 ist sehr deutlich zu beobachten, wie anfangs die Kontraktionen der Zwischenmuskeln das Übergewicht haben, wodurch die Kurven katakroten Typus aufweisen, wie aber dann allmählich die Aktion der Hauptmuskeln an Stärke zunimmt

unter gleichzeitigem Schwächerwerden der Zwischenmuskelbewegung, so dass alsbald ein ausgeprägter Anakrotismus entsteht. In den katakroten Kurven erreicht der Gipfel der Hauptmuskelkontraktion nicht mehr denjenigen der Zwischenmuskeln, er wird nur als Erhebung des absteigenden Schenkels sichtbar. Dabei markiert sich manchmal der Beginn der Hauptmuskeltätigkeit durch eine leichte, die Zwischenmuskelerschlaffung unterbrechende Ausbuchtung, während erst nach weiterem Sinken des Druckes in den Zwischenmuskeln die Kurve sich nochmals erhebt. In dieser Weise entstehen trikrote



Kurve 9. Kurve 10. Kurve 11.

Kurve 12. Kurve 13.

Kurve 9—13. Katakrote teils trikrote Normalkurven.

Kurven, von welchen 11, 12, 13 einige palpatorisch kontrollierte Beispiele zeigen. Immerhin ist diese Form der Kurve am seltensten zu beobachten.

Es mag vielleicht wunderbar erscheinen, dass nach den vorhergehenden Deutungen der Kurven der Hauptanstieg stets der Aktion der doch bedeutend schwächer gebauten Zwischenmuskeln und nicht der der gewaltigen Hauptmuskeln entspricht, doch muss hierbei in Betracht gezogen werden, dass der im Verhältnis zu der ganzen Magenhöhle (5—5,5 cm lang) ziemlich kleine Ballon (3,9 cm) schon bei der Einführung zwischen den Körnern und Steinchen des Mageninhaltes wohl meist etwas Luft verliert und, da ich ihn nie besonders aufgeblasen habe, stets durch die zuerst erfolgende Kontraktion der Zwischenmuskeln bereits zu seinem grössten Teile komprimiert wird. Ausserdem geht ein wesentlicher Anteil der Hauptmuskelwirkung in der Kurve durch den Ausgleich des bei der Zwischenmuskelerschlaffung stark sinkenden Druckes verloren.

Ausser den beschriebenen charakteristischen Kurventypen kommen gelegentlich noch andere zur Verzeichnung, deren Form durch Dehnung der Kontraktion oder Erschlaffung und andere, nur ein

untergeordnetes Interesse bietende Veränderungen des eigentlichen normalen Typus bedingt wird (s. 14, 15. 17, 17 a). Ferner erübrigt noch, die sekundäre Beeinflussung des Druckes im Innern des Muskelmagens durch die Respirationstätigkeit zu erwähnen. Normalerweise sehr wenig oder gar nicht ausgeprägt, können die respiratorischen Schwankungen bei stark erschlafftem Magen oder dyspnoisch verstärkter Atmung sehr wesentlich das Kurvenbild verändern (18).

Kurve 14.

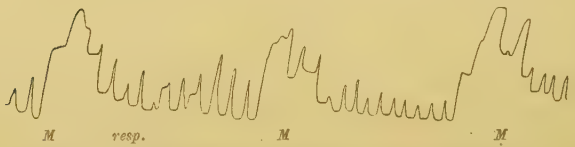
Kurve 15.

Kurve 16.

Kurve 17.

Kurve 17 *d*.

Kurve 14—17 a. Andere normale Kurvenformen.



Kurve 18. Henne 21. Rechtsseitige Vagotomie. Linker Vagus vor vier Tagen durchschnitten. Stark dyspnoische Atmung, daher stark ausgeprägte respiratorische Schwankungen. Drei Magenkontraktionen (*M*).

Auch eine gesteigerte Tätigkeit der Bauchpresse kann sich auf der Kurve durch Fortleitung des Druckes in sekundären Erhebungen geltendmachen (46). Die rhythmischen Stösse, welche das pulsierende Herz dem Magen mitteilt, kommen jedoch nicht in den Kurven zum Ausdruck.

c) Umkehr des Kurventypus.

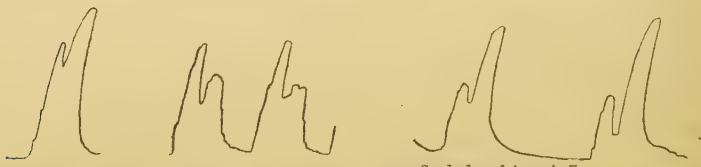
Wir haben oben gesehen, dass durch Veränderungen der Kraft und Schnelligkeit des Eintretens der abwechselnden Tätigkeit beider Muskelpaare Kurven von verschiedenem Typus entstehen, ohne dass Lageveränderungen des Ballons nachzuweisen oder anzunehmen gewesen wären. Dass jedoch auch diese, wie sie bei der angewandten

Methode im Laufe eines längeren Versuches z. B. durch Bewegungen des Tieres eintreten können, von Einfluss auf die Form der Kurven sind, beweist eine merkwürdige Umkehr des Typus, die ich oft und an verschiedenen Hennen willkürlich durch künstliche Lageveränderung des Ballons hervorrief. An mageren Tieren war manchmal nach leicht gelungener Einführung des Ballons der Knopf der Fischbeinsonde im unteren Zwischenmuskel durchzufühlen. Bei dieser Lage zeigten die Kurven mit grosser Regelmässigkeit einen anakroten Dikrotismus. Zog ich nun vorsichtig etappenweise den Schlauch aus dem Schnabel hervor, so änderte sich die Kurve, die zweite Erhebung wurde zunächst niedriger, erreichte bald nur noch die Höhe des ersten Gipfels, um nach weiterem Herausziehen durch fortgesetzte Abnahme die Kurven in katakrote zu verwandeln. Schob ich dann die Sonde wieder vor, so erhielt ich nach ähnlichen Übergangsstadien eine Umkehr im entgegengesetzten Sinne, und wenn der Sondenknopf im unteren Zwischenmuskel den seinem weiteren Vordringen Halt gebietenden Widerstand fand und wiederum äusserlich durchzufühlen war, so zeigte auch die Kurve wieder ihre ursprüngliche Anakrotie. Ich suchte diese Unterschiede zentimeterweise festzustellen, doch scheiterte die Verwertbarkeit einer exakten Messung der Entfernung des Sondenendes bis zum Schnabel an der Verschieblichkeit des Magens, welcher sich beim Herausziehen der Sonde stets ein Stück weit mitziehen und beim Tieferstossen derselben oft analwärts drängen liess. Es war daher, abgesehen von der Anfangslage im unteren Zwischenmuskel, immer nur schätzungsweise zu bestimmen, in welchem Teile des Muskelmagens sich der Hauptteil des Ballons befand, was besonders mit Rücksicht auf den oberen Zwischenmuskel vielleicht wichtige Aufschlüsse ergeben hätte, wenn es genauer möglich gewesen wäre. Bei weiterem Hervorziehen des Schlauches musste natürlich auch an den Drüsenmagen gedacht werden, dessen rhythmische, mit denen des Muskelmagens abwechselnden Bewegungen bereits Doyon an Huhn und Ente aufgezeichnet hat.

Auch in den so gewonnenen, in ihrem Typus willkürlich bestimmten Kurven entsprach stets die erste Erhebung der Kontraktion der Zwischenmuskeln, die zweite der der Hauptmuskeln, wie die Palpation am geeigneten Objekt ergab und auch die sonstigen Erfahrungen schon bewiesen hatten, da ich niemals das entgegengesetzte Verhalten feststellen konnte.

Eine sichere Erklärung der erwähnten Erscheinungen vermag ich nicht zu geben. Sicher ist eben nur, dass bei anakrotem Typus die Sondenspitze im unteren Zwischenmuskel steckte und dass die Änderung der Kurve beginnt, wenn der Ballon zum grössten Teile in der Hauptmagenhöhle zwischen den Hauptmuskeln liegt; höchst wahrscheinlich befindet sich derselbe dagegen beim katakroten Typus bereits grösstenteils im oberen Zwischenmuskel, der sich — wie erwähnt — gleichzeitig mit dem unteren kontrahiert. Man könnte nun z. B. annehmen, dass das obere Ende beider Hauptmuskeln sich

Kurve 19. Henne 21. Umkehr des katakroten in anakroten Typus durch Tieferführen des Ballons um 3 cm.



Kurve 20. Henne 20. Erste, anakrote Kurve bei Lage des Sondenknopfs im unteren Zwischenmuskel. Die nächsten katakroten nach Hervorziehen der Sonde. Die letzte anakrote nach Wiedertieferführen des Ballons gewonnen.

etwas später zusammenzieht als das untere, so dass bis zu ihrer auf den im oberen Zwischenmuskel steckenden Ballon zur Geltung kommenden Wirkung der obere Zwischenmuskel schon stark erschlafft ist und der erste Kurvenanstieg an Höhe nicht mehr erreicht werden kann. Diese Annahme fände noch eine Stütze in der beim Huhne nur unsicher, mit Sicherheit jedoch bei laparotomierten Tauben angestellten Beobachtung, dass die Bewegung wellenförmig vom unteren Zwischenmuskel auf den vorderen Hauptmuskel übergeht. Dasselbe hat Rossi (l. c. S. 405) bereits für den vorderen Hauptmuskel festgestellt. Doch bleibt leider noch fraglich, ob es am hinteren Hauptmuskel nicht umgekehrt ist, d. h. dass die Welle am oberen Ende beginnt. Rossi hält dies für wahrscheinlich und glaubt auch in seinen Kurven den Ausdruck dieser Erscheinung zu finden. Die Beteiligung der Zwischenmuskeln an der Kurve hat er jedoch ausser acht gelassen, so dass seiner Kurvendeutung kein grosses Gewicht beizulegen ist. Ohne mich auf weitere Spekulationen einzulassen,

weise ich noch auf die Kurven 19 und 20 hin, welche Beispiele für ene künstliche Umkehr des Typus darstellen. Bei 19 wurde die Sonde zentimeterweise tiefer geführt, bei 20 wurde sie erst etwas hervorgezogen und dann wieder tiefer geschoben. Die genaue Erkenntnis der Ursachen dieses Wechsels ist vielleicht nicht von allzu grosser Wichtigkeit. Von grösster Bedeutung für das Verständnis der durch gewisse Eingriffe veränderten Magenkurven ist jedoch die dabei bestätigte Erfahrung, dass bei jeder Lage des Ballons die erste Erhebung durch die Aktion der Zwischenmuskeln, die zweite durch die der Hauptmuskeln bedingt wird.

3. Der Rhythmus der Magenbewegungen.

a) Einfluss der Verdauungsperioden.

Mit diesen Kenntnissen über den normalen Ablauf der einzelnen Magenrevolutionen ausgerüstet, können wir nun weiter untersuchen, unter welchen Bedingungen Änderungen der Magenbewegungen eintreten, um gleichzeitig die Ursachen zu erfahren, welche die Tätigkeit des Muskelmagens anregen und regulieren, d. h. den Rhythmus und die Kraft der Kontraktionen beherrschen.

Über den Rhythmus finden sich nur bei Rossi einige Angaben (Seite 477). Beim hungernden Huhn sollen 24—48 Stunden nach der letzten Fütterung 200—250 Kontraktionen in der Stunde erfolgen, eine viertel bis halbe Stunde nach der Fütterung soll die Zahl auf 100—120 herabsinken, am Ende der Verdauung, welches Rossi je nach der Menge des Futters auf ½—3 Stunden nach der Aufnahme desselben ansetzt, soll sie nur noch 40—50 betragen, um erst nach 10—15 Stunden wieder anzusteigen.

Abgesehen davon, dass mir diese Vorstellungen von der Verdauungszeit nach meinen eigenen Erfahrungen nicht verständlich sind, bin ich zu ganz anderen, ungefähr entgegengesetzten Ergebnissen betreffs des Rhythmus während verschiedener Fütterungszustände gelangt. Um Rossis Zahlen mit den meinigen direkt vergleichen zu können, will ich die ersteren umrechnen: es ergibt sich, dass nach Rossi die Dauer vom Beginne einer Kontraktion bis zu dem der nächsten — diese Zeit will ich der Kürze halber den Rhythmus nennen — beim Hungertier 15—18, beim Fresstier 30—36 und am Ende der Verdauung 72—90 Sekunden beträgt.

Tabelle I.

Laufende Nummer	Nummer der Henne	Letzte Fütterung vor Stdn. u. Min.	Kropf	Rhythmus des Muskelmagens
1	31	0	voll	15
2	28	30	„	15—20
3	25	30	einige Körner	20
4	18	30	—	50 (Normal 30–10)
5	12	30	leer	20—25
6	16	1 15	—	20–25
7	12	1 20	leer	20–25
8	12	1 30	—	30
9	12	1 30	—	30
10	14	2 30	voll	15—25
11	16	2 30	leer	40
12	25	3 40	einige Körner	20
13	31	4	—	20
14	20	4	einige Körner	30
15	16	4	leer	30
16	14	4 30	einige Körner	20
17	37	6 45	halbvoll	25—30
18	37	6 45	einige Körner	25—30
19	12	15	leer	17—20
20	12	15	einige Körner	25—30
21	16	16	leer	30
22	17	16	—	35–45
23	25	16	voll	20–25
24	21	16	„	35
25	12	19	leer	30—40
26	12	20	—	30—50
27	14	24	leer	30—50
28	12	24	„	30—50
29	20	24	„	30—40
30	21	24	einige Körner	35
31	19	24	—	35
32	16	40	leer	35
33	21	40	„	55
34	12	43 30	„	25–35
35	16	40	—	25

Ich habe nun unter anderen bei zwölf normal fressenden und verdauenden Hennen, von welchen einige während mehrerer Wochen häufig zu Versuchen benutzt wurden, stets den Rhythmus durch den sekundenmarkierenden Schreibhebel aufgezeichnet, und es ergibt sich als Resultat aus den tabellarisch zusammengestellten Zahlen (siehe Tab. I.), dass im gewöhnlichen Fütterungszustande alle 20—30 Sekunden eine neue Magenkontraktion einsetzt, dass aber dieser demnach als normal zu betrachtende Rhythmus mässigen Schwankungen unterworfen ist. Wenn man die Tabelle überblickt und von lfd. Nr. 4 als Ausnahme absieht, so zeigt sich mit einiger Regelmässigkeit, dass der Rhythmus mit der Zeit nach der Fütterung langsam zunimmt, mit

anderen Worten, dass die Tätigkeit des Magens sich verlangsamt. Während ein Rhythmus von 15–20 Sekunden nur in den ersten Stunden nach der Fütterung beobachtet werden konnte, nach 15 Stunden aber überhaupt nicht mehr vorkam, überwogen nach beendigter Verdauung und weiterem Hungern höhere Zahlen, bis zu einem Rhythmus von 50 Sekunden. Die Angaben über den Füllungszustand des Kropfes sollen dazu dienen, einen Rückschluss auf die Füllung des Magens zu gestatten; wenn sich im ersteren noch Körner finden, so ist mit Sicherheit anzunehmen, dass auch der Muskelmagen noch nicht leer ist. So erklärt sich z. B., dass in Nr. 23 noch ein ziemlich schneller Rhythmus beobachtet wurde, während doch schon 16 Stunden seit der Fütterung vergangen waren, augenscheinlich daraus, dass der Magen noch nicht leer von Körnern war. Bei Beurteilung der Tab. I ist in Betracht zu ziehen, dass die Futtermengen nicht genauer dosiert wurden, daher also bei einigen Versuchen der Kropf und Magen nach 3—4 Stunden schon ziemlich leer sein konnten, während in anderen Fällen noch nach 24 Stunden keine völlige Entleerung eingetreten war. Ferner müssen die individuellen Unterschiede berücksichtigt werden. Aus der Tabelle ergibt sich weiter, dass die Schwankungen im Rhythmus mit der Verlängerung desselben grösser werden, während bei grösserer Schnelligkeit meist eine bestimmte Zahl sich als konstant erwies. Bemerkenswert ist auch, dass nach längerer Futterentziehung (40 Stunden) öfters wieder ein schnellerer Rhythmus beobachtet werden konnte. Wenn man diese allerdings nicht sehr beträchtlichen, doch mit ziemlicher Regelmässigkeit auftretenden Unterschiede verwerten will, so ergibt sich entgegen den Rossischen Angaben, dass das Hungern den Rhythmus verlangsamt, während das Fressen ihn wieder auf die Norm zurückführt, ein Verhalten, welches leicht verständlich erscheint, wenn man annimmt, dass die Fütterung direkt oder reflektorisch die Tätigkeit des Muskelmagens anregt. Dass diese Regulation der Magenfunktion in erster Linie oder ausschliesslich dem Einflusse der Vaguszentren zuzuschreiben ist, scheint mir daraus hervorzugehen, dass nach Vagusdurchschneidung eine Beschleunigung des Rhythmus durch Fütterung nicht mehr zu erzielen war. (Vgl. Tab. III.) Andererseits muss gerade bei den körnerfressenden Vögeln bedacht werden, dass ihr Magen niemals ganz leer ist, sondern zum mindesten Steinchen enthält, welche ihrerseits auch wohl einen derartigen Reiz

ausüben könnten. Wie sich nun Rossi's Zahlen, welche jede geringste zweckmässige Anpassung des Muskelmagens an seine Funktion abzustreiten scheinen, erklären lassen, entzieht sich meiner Beurteilung. Ich kann zur Vermeidung von Missverständnissen nur noch hinzufügen, dass die Hennen, welche zu den in der Tabelle I verwerteten Versuchen benutzt wurden, ausschliesslich mit Weizenkörnern und Wasser ernährt wurden. Nach einigen Versuchen halte ich es nämlich nicht für unmöglich, dass auch die Art des Futters von Einfluss auf die Tätigkeit des Muskelmagens ist und dass bei Fütterung mit weichem Material, z. B. eingeweichten Semmeln, welches keiner Zermalmung mehr bedarf, der Rhythmus der Magenkontraktionen sich nicht unbeträchtlich verlangsamt. Da ich jedoch aus gewissen Gründen noch keine genügende Anzahl von Versuchsreihen in dieser Richtung anstellen konnte, muss ich die Bestätigung dieser beiläufigen Erfahrungen noch dahingestellt sein lassen.

Die Veränderung des Rhythmus hat auf die Dauer der Einzelkontraktion im allgemeinen keinen wesentlichen Einfluss; eine Verlangsamung desselben entsteht daher meist nur durch Einschaltung längerer Pausen, während deren der Magen sich, wie die Kurven beweisen, in Erschlaffung befindet. Unter gewissen, noch näher zu besprechenden Umständen kann jedoch auch eine Dehnung der Kreszente oder Dekreszente oder beider die Verlangsamung mitbedingen. Für die Dauer dieser beiden Komponenten der Kurve eine Normalzahl aufzustellen, ist kaum angängig. Die Kontraktion der Zwischen- und Hauptmuskeln zusammen kann 10, auch 20 Sekunden betragen, während die Erschlaffung — in der Kurve kommt nur die der Hauptmuskeln zum Ausdruck, weil die der Zwischenmuskeln durch die Kontraktion der Hauptmuskeln verdeckt wird — oft weniger als fünf Sekunden, manchmal jedoch auch 10—15 Sekunden dauert. Beim anakroten Typus nimmt meist die Dekreszente, beim katakroten die Kreszente die kürzere Zeit in Anspruch.

b) Einfluss der Mauser.

Eine weitere Beobachtung scheint mir wichtig genug, hier mitgeteilt zu werden. Es ist dies der Einfluss, welchen tiefgreifende Veränderungen im ganzen Stoffwechsel der Hühner auf die Tätigkeit ihres Muskelmagens ausüben, im besonderen der Einfluss der alljährlich wiederkehrenden Mauserperiode. Während dieses Wechsels ihres Federkleides nehmen die Hühner bekanntlich an Gewicht ab,

fressen schlecht und bedürfen einer besonderen Pflege. Aus dem beträchtlichen Verluste der alten Federn, noch ehe die neuen genügend gewachsen sind, ergibt sich eine gesteigerte Wärmeabgabe, welche bei der unzureichenden Ernährung nicht kompensiert werden kann.

Sowohl bei einer Henne, welche mir wochenlang Kurven geliefert hatte, ohne beträchtliche Schwankungen im Rhythmus aufzuweisen, wie bei anderen neu eingestellten Hennen konnte ich nun während ihrer Mauserzeit fast nie eine genügend regelmässige Kurve aufzeichnen, um sie als Grundlage zu einem Versuche mit Vagusreizung oder dergleichen zu verwerten. Stets trat, wenn auch einige Kurven ziemlich regelmässig einander folgten, bald eine Verlangsamung, bald wieder eine Beschleunigung des Rhythmus ein. Vorgreifend will ich hier bemerken, dass auch normalerweise durch sehr gewaltsame Bewegungen des Versuchstieres wie durch plötzliches kräftiges Vorstossen der Sonde eine Hemmung der Magentätigkeit erzielt werden kann, von welcher wir noch sehen werden, dass sie mit grösster Wahrscheinlichkeit durch Vermittlung des Nervensystems zustande kommt. Diese Sensibilität ist nun während der Mauser beträchtlich gesteigert, so dass bereits durch geringfügige Bewegungen der in dieser Zeit „nervösen" Tiere kürzer oder länger dauernde Hemmungen eintreten und oft schon nach kurzer Zeit Stillstand des Magens in Erschlaffung beobachtet werden kann. Auch schon bei völliger Ruhelage der Mausertiere zeigte sich oft eine Verlangsamung des Rhythmus und ein ungeordneter Wechsel in der Dauer und Höhe der einzelnen Kontraktionen wie in der Länge der Pausen. Aus der beigefügten Tab. II ist z. B. ersichtlich, dass der Rhythmus der Magenkontraktionen bei Henne 25, bei welcher er sich in der ganzen vorhergehenden Zeit fast ausnahmslos innerhalb der Normalgrenzen, 20—30 Sekunden, hielt, in der Mauserzeit ein durchschnittlich höherer und unregelmässigerer war, obgleich das Tier sich mehrmals der Freiheit und vielseitigen Ernährung auf dem Hühnerhofe erfreuen durfte. Bei den anderen, in der Tabelle verwerteten Hühnern wurden mehrfach Zahlen erreicht, welche die höchsten Hungerzahlen bei weitem noch übertrafen. Die bei Weichfütterung erhaltenen Werte habe ich mit in der Tabelle aufgeführt, doch will ich eine bestimmte Deutung derselben noch zurückhalten; vielleicht handelte es sich dabei um verschiedene zusammenwirkende Faktoren.

Tabelle II.

Laufende Nummer	Nr. der Henne	Datum	Letzte Fütterung vor Stunden und Minuten	Nahrung	Kropf	Rhythmus des Muskelmagens
1	25	21. Aug.	—	Weizenkörner	leer	20
2	25	22. „	3 40	„	einige Körner	20
3	25	3. Sept.	—	seit 26. Aug. im Hühnerhof.	„	25—30
4	25	4. „	—	Körner	leer	30
5	25	5. „	—	„	voll	20—25
6	25	6. „	—	„	leer	20—25
7	25	7. „	—	„	—	20
8	25	8. „	30	„	voll	20
9	25	11. „	45	„	„	45
10	25	14. „	2	„	einige Körner	30
11	25	3. Okt. (Mauser)	5	„	„	45—50
12	25	4. Okt.	ca. 15	„	„	25—30
13	25	4. „	2 30	„	voll	35
14	25	6. „	—	„	leer	30—50
15	25	7. „	—	„	„	35—70
16	25	19. „	—	seit 8. Okt. im Hühnerhof.	einige Körner	25—40
17	25	20. „	6	weiche Semmel	—	30
18	25	25. „	18	seit 19. Okt. weiche Semmel	—	35—50
19	25	25. „	3	„	voll	25—30
20	34	29. Sept. (Mauser)	—	Körner	—	35—70
21	34	3. Okt.	—	„	voll	25
22	34	3. „	—	„	einige Körner	30—80
23	34	4. „	—	„	leer	35—50
24	34	4. „	—	„	voll	25
25	34	5. „	—	„	leer	unregelm.
26	34	6. „	—	„	„	45—50
27	34	7. „	—	„	„	30—55
28	34	19. „	—	seit 8. Okt. im Hühnerhof.	voll weiche Semmel	60—100
29	34	25. „	18	weiche Semmel	—	130—180
30	34	25. „	3	„	voll	60—90
31	35	4. „ (Mauser)	—	Körner	leer	50—80
32	35	4. Okt.	1 50	„	voll	20—25
33	35	6. „	—	„	leer	25—30
34	35	7. „	—	„	—	45—90
35	35	13. „	—	„	—	30

Bemerkenswert war übrigens auch in dieser Versuchsreihe, dass mehrfach die Fütterung die Magentätigkeit anregend und regulierend beeinflusste (siehe laufende Nr. 19, 24, 32), wie sie es nach unseren obenerwähnten Erfahrungen auch schon am nicht in Mauser befindlichen Tiere tut. Ich möchte auf diese Versuchsergebnisse noch einmal deshalb hinweisen, weil sie uns gestatteten, einen Einfluss

der Fütterung auf die Funktion des Hühnermagens zahlenmässig festzustellen. Wenn es sich dabei, abgesehen von den noch nicht genügend sichergestellten Versuchen mit Weichfütterung, auch nur um quantitative Nahrungsänderungen handelte, so zeigt sich doch, dass Brandes[1]) vielleicht etwas voreilig „glaubt", „dass wir keinen Grund haben, anzunehmen, der Muskelmagen oder der Sackmagen würde durch irgendwelche Nahrungsänderung zu einer verminderten oder gesteigerten peristaltischen Bewegung veranlasst werden". Brandes ereifert sich sehr über die unzureichenden Experimente früherer Autoren, auf Grund deren ein verändernder Einfluss der Art der Nahrung auf die Struktur des Vogelmagens von manchen späteren Forschern als anerkannte Tatsache genommen wurde, und ich gebe gerne zu, dass jene grösstenteils mehr zufällig gemachten Beobachtungen keinen einwandfreien Beweis liefern. Andererseits meine ich aber doch, dass, wenn man sich schon zum Grundsatze macht, „skeptischer zu werden" und „aufs gründlichste nachzuprüfen, was andere entdeckt haben wollen", dass dann eine experimentelle Nachprüfung weit geeigneter sein dürfte, unsere Anschauungen auf die richtigen Bahnen zu lenken, als eine Polemik, welche sich nicht vom Boden der grauen Theorie erhebt. Mit einem Versuche an einer einzigen Taube und einem missglückten, den man an einer Silbermöve anstellen lässt, ist da allerdings noch nicht abgeholfen, und die Frage nach dem Einflusse der Nahrung auf die Struktur des Vogelmagens bleibt nach wie vor nach beiden Seiten offen und umfassender Untersuchungen bedürftig. Die Tatsache ist immerhin auffallend, dass beträchtliche individuelle Schwankungen in der Stärke der Magenmuskeln vorzukommen scheinen. So berichtet Brandes[2]) von einer Möve mit angeblich besonders starker und Klee[3]) von einem Huhne mit besonders schwacher, atrophischer Muskulatur des Magens. Brauchbare Vergleichswerte wird man natürlich erst an einer grossen Reihe im gleichen Kontraktionszustand fixierter Magen gewinnen können.

Da ich nun für die beschriebenen abnormen Erscheinungen während der Mauser keine anderen Erklärungen anzugeben wüsste,

1) Brandes, Über den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. Biol. Zentralbl. Bd. 16 S. 23. 1896.

2) l. c.

3) Klee, Geflügelkrankheiten. Jahresber. über die Fortschritte der Tierheilkunde 1901.

so glaube ich, sie auf den Mauserzustand selbst zurückführen zu dürfen. Die Versuchsbedingungen waren im übrigen genau die gleichen wie bei allen vorhergehenden, in Tab. I verwerteten Beobachtungen. Auch habe ich, wie erwähnt, zwei Tiere zur Kontrolle einige Tage lang wieder auf dem Hühnerhofe gehalten; als ich danach ihre Magentätigkeit von neuem registrierte, boten sie denselben Zustand, einen unregelmässigen und leicht gehemmten Rhythmus der Magenbewegungen. Diese Tiere mögen auch als Beweis dafür dienen, dass ein Steinchenmangel ebensowenig zur Erklärung der in Rede stehenden Änderung der Magenfunktion in Betracht kommt. Gerade die im Mauserzustande besonders leicht eintretende Hemmung durch Bewegungen des Tieres oder der Sonde bestimmen mich daher, als Ursache eine Störung der normalen Funktionen des Nervensystems des Muskelmagens durch den darniederliegenden Stoffwechsel während der Mauser anzunehmen. Es würde sich also gewissermassen um eine „funktionelle Neurose" handeln.

4. Versuche über die Innervation des Muskelmagens.

Während wir im vorhergehenden die normale Tätigkeit des Muskelmagens und ihre Veränderungen unter gewissen Bedingungen näher zu analysieren suchten, musste bereits mehrfach der Einfluss des Nervensystems vorgreifend erwähnt werden, und es erscheint daher jetzt geboten, eingehender zu betrachten, wieweit die Funktionen des Muskelmagens von nervösen Gebilden abhängig sind. Ich brauche nur an die in dem morphologischen Überblicke klargelegten Verhältnisse zu erinnern, um nicht besonders betonen zu müssen, dass die anatomischen Grundlagen zu einer weitgehenden nervösen Beeinflussung der Magenbewegungen gegeben sind. Die Analogie der Innervation mit der des Magendarmsystems anderer Warmblüter, insbesondere der Säuger, lässt uns bereits vermuten, dass Vagus, Sympathicus und Auerbach'scher Plexus auch bei den Vögeln die grösste Wichtigkeit für den normalen Ablauf der Magenfunktionen besitzen.

a) Die Nervi vagi.

Bereits Claude Bernard[1]) konnte nachweisen, dass die Vagi bei den Vögeln eine Wirkung auf die Verdauung ausüben. Seine

1) Cl. Bernard, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux t. 2 p. 426. Paris 1858.

beiderseits vagotomierten Tauben frassen schlecht oder gar nicht, magerten schnell ab, und der Kropf füllte sich mit Flüssigkeit und Gas, ohne sich derselben anders als durch den Schnabel wieder entledigen zu können. Da die Tiere erst zwölf Tage nach dem Eingriffe starben, hebt Bernard bereits hervor, dass die Vögel die Folgen der doppelseitigen Vagusdurchschneidung länger zu überstehen vermögen als die Säuger. Seine Ergebnisse verallgemeinerte er zu dem, wie wir sehen werden, fälschlichen Satze, dass die beiderseitige Vagotomie bei den Vögeln sämtliche Verdauungsorgane vollkommen paralysiert (S. 426).

Zander gelangt in seiner Preisarbeit über die Folgen der Vagusdurchschneidung bei Vögeln[1]) nach den Befunden am Drüsen- und Muskelmagen, welche sich stets nach einigen Tagen leer zeigten, demnach also die vor der Operation in ihnen enthaltene Nahrung noch weitergegeben hatten, zu dem schon richtigeren Schlusse, dass die Magenverdauung „nicht beseitigt, höchstens etwas geschwächt ist", während Kropf und Ösophagus motorisch völlig gelähmt sein sollen.

Chauveau konnte in einem Falle mit dem in die Bauchhöhle eingeführten Finger fühlen, wie sich der Muskelmagen während einer peripheren Vagusreizung zusammenzog[2]).

Doyon[3]) war wohl der erste, welcher die Vaguswirkungen auf den Magen bei den Vögeln, im besonderen den Körnerfressern, exakter untersuchte; seine Beobachtungen erstrecken sich indessen nur auf die Folgen der peripheren und zentralen Reizung nach ein- oder beiderseitiger Vagotomie. Rossi[4]) zog auch die Wirkung der Vagusdurchschneidungen in Betracht, doch werden wir sehen, dass seine Angaben einiger Berichtigungen bedürftig sind. Er beschreibt als Ergebnis seiner Untersuchungen, dass nach einseitiger Vagotomie eine Verlangsamung und Irregularität in der Tätigkeit des Muskelmagens auftritt, welche schon nach wenigen Stunden ausgeglichen sein soll, dass ferner nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung der Magen 5—10 Stunden lang in Erschlaffung ruhig bleibt, um dann erst, mit alle halbe Stunden erfolgenden Kontraktionen beginnend, langsam wieder in Aktion zu kommen.

1) Zander, Folgen der Vagusdurchschneidung bei Vögeln. Pflüger's Archiv 1874 S. 263.

2) Zit. nach Doyon, l. c. S. 888.

3) l. c. S. 887.

4) l. c. S. 37. 1905.

Durchschneidungsversuche. Bei der Besprechung meiner eigenen Untersuchungen über den Vaguseinfluss will ich gleich mit den Durchschneidungsversuchen anfangen. Was die Technik derselben angeht, so möchte ich hier erwähnen, dass das Freipräparieren der am Halse neben den Jugularvenen verlaufenden Nervenstämme bei alten Hühnern infolge der Derbheit des die Vagi wie die genannten Venen umhüllenden Bindegewebes nicht ganz ohne Schwierigkeiten ist, zumal ohne Narkose, wo stärkeres Zerren der Bindegewebsscheiden mit dem Finder leicht Bewegungen des Tieres auslöst, welche manchmal beim Unterführen des Nerven zu mechanischen Insulten des letzteren Anlass geben. Auch bei derartiger Verletzung des Vagus kann es bereits zu Veränderungen der Magentätigkeit kommen, welche sonst erst nach völliger Durchtrennung des Nerven eintreten. Der linke Vagus ist übrigens bedeutend leichter anzuschlingen oder zu durchschneiden, weil auf der rechten Seite Speiseröhre und Kropf und Luftröhre den Zutritt beträchtlich erschweren. Für einfache Reizungen, etwa zu Demonstrationszwecken, um den Muskelmagen vom Vagus aus in Bewegung zu bringen, empfiehlt es sich daher aus obigen Gründen, mit jungen Hühnern oder mit Tauben zu arbeiten.

Durchschneidungsversuche habe ich an elf Hennen angestellt; die eindeutigen Ergebnisse sind in den nachstehenden Tabellen III und IV leicht zu überblicken.

Es zeigt sich, dass nach einseitiger Vagusdurchschneidung (Tabelle III) ausnahmslos eine Verlangsamung des Rhythmus eintritt, welche gleich nach der Operation meistens annähernd das doppelte, in einigen Fällen jedoch mehr, bis zum siebenfachen (vgl. Henne 28) des vor der Durchschneidung verzeichneten normalen Rhythmus beträgt. Die gleichzeitig bemerkbare Unregelmässigkeit der Zahlen ist in Anbetracht der Höhe derselben oft nicht beträchtlich. Nach wenigen Stunden ist bereits eine deutliche Wiederbeschleunigung des verlangsamten Rhythmus zu beobachten (Nr. 8), doch ist dieser nach 24 Stunden noch niemals zur Norm ausgeglichen (2, 10, 16), wenn er sich auch nach dieser Zeit in einem Falle, in welchem die Verlangsamung gleich nach dem Eingriffe nicht sehr gross erschien (Henne 19), der ursprünglichen Zahl bereits bedeutend näherte. Gewöhnlich dauerte es zwei bis drei Tage, bis die Magentätigkeit wieder im normalen Tempo vor sich ging. Im allgemeinen scheint diese

Tabelle III.

Laufende Nummer	Nr. der Henne	Erste Vagotomie	Rhythmus vorher (Sek.)	Zeit nach der Vagotomie (Tage)	(Stdn.)	Rhythmus nach der Vagotomie	Letzte Fütterung vor Stdn. u. Min.	Kropf
1	17	links	30	—	0	160—180	—	—
2	17	—	—	—	23	110—120	22	voll
3	17	—	—	—	48	75—110	16	„
4	17	—	—	3	—	75	18	einige Körner
5	17	—	—	8	—	30—35	—	—
6	17	—	—	9	—	30—50	0 30	—
7	18	rechts	50	—	0	100	—	—
8	18	—	—	—	3	80—90	—	—
9	28	rechts	15—20	—	0	115—140	—	—
10	28	—	—	—	23	50—80	—	—
11	28	—	—	2	—	25—30	—	voll
12	28	—	—	3	—	25—30	—	„
13	28	—	—	4	—	20	0	„
14	28	—	—	17	—	25—30	—	—
15	14	links	25—30	—	17	65	16	voll
16	14	—	—	—	23	50	22	„
17	14	—	—	—	44	40	3	„
18	14	—	—	—	47	40	2	„
19	14	—	—	2	19	30—35	2	„
20	14	—	—	5	19	20—25	2	leer
21	14	—	—	8	20	20	1 20	einige Körner
22	14	—	—	9	19	20—25	1 15	leer
23	14	—	—	10	—	20—30	4	„
24	16	links	40	—	19	50—55	0 45	—
25	19		30—35	—	0	40—60	—	—
26	19	(vorher Laparotomie)	—	—	24	30—40	—	—
27	19	—	—	6	—	25—30	—	—
28	19	—	—	18	—	25	—	—
29	19	—	—	19	—	20	1 4	voll
30	19	—	—	20	—	25	16	leer
31	19	—	—	21	—	25—30	16	„
32	19	—	—	22	—	30	5 30	„
33	20	rechts	30	—	0	140—150	—	—
34	20	—	—	—	24	80—90	16	voll
35	20	—	—	2	5	120—100	—	—
36	21	links	30	—	0	60	—	—
37	21	—	—	1	—	35—70	—	—
38	21	—	—	2	—	60	—	—
39	21	—	—	4	—	30—40	—	—
40	32	links	30	—	0	185, 120, 110, 140	—	—
41	36	„	25—40	—	0	50	—	—
42	25	rechts	25—30	—	0	125—225	—	—

Erholung um so länger zu dauern, je grösser die anfängliche Verlangsamung ist. Abgesehen von einem sehr schwachen Tiere (Henne 20), welches bei anfänglicher Regeneration des normalen Magenrhythmus stark dyspnoisch blieb und nach fünf Tagen spontan zum Exitus

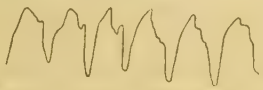
gelangte, ohne dass sich bei der Sektion der Bauchorgane etwas besonderes ergab (vielleicht war eine Lungenaffektion die Todesursache), wiesen sämtliche Hennen einige Tage nach der einseitigen, gleichgültig ob rechts oder links erfolgten Vagusdurchschneidung wieder eine völlig normale Magentätigkeit auf. Aus der Störung der Funktionen des Muskelmagens infolge einseitiger Vagusdurchschneidung folgt leicht, dass der pneumogastrische Nerv die Häufigkeit und Regelmässigkeit der Magenkontraktionen positiv beeinflusst. Zur Erklärung der Wiederherstellung der normalen Tätigkeit liegt es nahe, anzunehmen, dass der unverletzt gebliebene Vagus es allmählich übernimmt, dem Magen die normalen Erregungsimpulse vom Zentralorgan zu übermitteln, indem er entweder zu dem andersseitigen Zentrum Beziehungen gewinnt oder die Aktion seines eigenen sich vikariierend steigert. Danach müsste nach beiderseitiger Vagotomie, wenn überhaupt noch eine Magentätigkeit zustande kommt, die Ausgleichung der Funktionsstörung unmöglich werden. Dass dies der Fall ist, beweisen die Versuche der Tabelle IV, besonders an einer Henne, welche ich erst drei Tage nach der zweiten Vagotomie wegen Zunahme der Atembeschwerden und Mattigkeit tötete (siehe Henne 28). Die respiratorischen und zirkulatorischen Störungen nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung und das dadurch stark geschädigte Allgemeinbefinden erschweren natürlich in hohem Masse derartige Versuche und ihre exakte Deutung; doch glaube ich zu genügend sicheren Ergebnissen gelangt zu sein.

Tabelle IV.

Laufende Nummer	Nummer der Henne	Zweite Vagotomie	Zeit nach der ersten Vagotomie	Rhythmus vor der zweiten Vagotomie (Sekunden)	Zeit nach der zweiten Vagotomie (Tage)	(Stdn.)	Rhythmus nach der zweiten Vagotomie (Sekunden)
1	17	rechts	9 Tage	30—50		0	200—350
2	21	„	4 „	30—40		0	80—180
3	28	links	17 „	25—30		0	160—180
4	28		—	—		23	150—200
5	28		—	—		47	140—180
6	28		—	—	3		150—160
7	36	rechts	15 Min.	50		0	11, 15, 16, 7 Min.
8	36		—	—	2		200, 90, 160, 180 Sek.
9	25	links	15 Min.	125—225		0	80—165
10	25		—	—		24	130—195

Die zunächst auftretende Folge der zweiten Vagotomie ist, wenn dieselbe erst einige Tage nach der ersten aus-

geführt wurde, stets wie bei der ersten eine beträchtliche Verlangsamung des Rhythmus, welche wieder das 6—7 fache betragen kann, wie aus der Tabelle IV leicht zu ersehen ist; doch sind die Zahlen meist noch etwas höher als nach der ersten Operation. Bemerkenswert erscheint es, dass, wenn nach dieser nur eine mässige Verlangsamung auftrat, auch nach der zweiten eine verhältnismässig geringe beobachtet wird (siehe Henne 21). Zur weiteren Veranschau-



Kurve 21. Henne 28. Am 7. Sept. 1905. Vor der ersten Vagotomie.

Kurve 22. Henne 28. Am 7. Sept. 1905. Der rechte Vagus gezerrt.

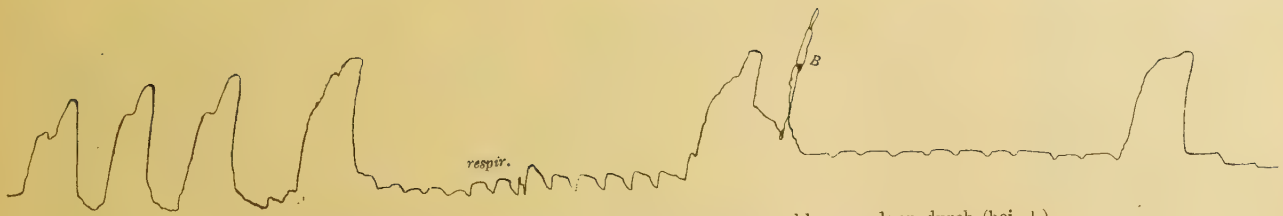
Kurve 23. Henne 28. Am 7. Sept. 1905. Nach der rechtsseitigen Vagotomie.

Kurve 24. Henne 28. Am 8. Sept. 1905. Wiederbeschleunigung des Rhythmus. 23 Stunden nach der Vagotomie.

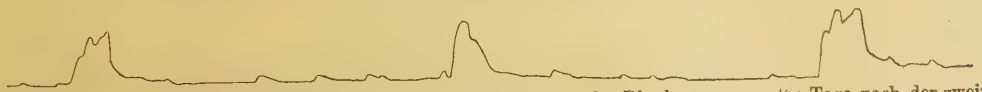
Kurve 25. Henne 28. Am 9. Sept. 1905. Normaler Rhythmus zwei Tage nach der Vagotomie.

lichung der durch die Vagotomien bedingten Ausfallserscheinungen möchte ich auf eine gut gelungene Kurvenserie verweisen, welche ich bei einem und demselben Tiere aufnehmen konnte[1]). Kurve 21 zeigt zunächst die Normalkurve der Henne mit gleichmässigem

1) Die Kurven sind alle bei gleich schnellem Gange des Kymographions aufgenommen. Die zahlenmässigen Ausdrücke des Rhythmus finden sich in der Tabelle III und IV.



Kurve 26. Henne 28. Am 24. Sept. 1905. Linker Vagus angeschlungen, dann durch (bei +).

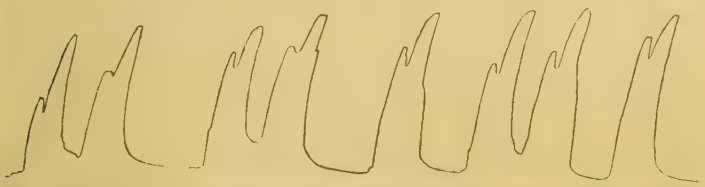


Kurve 27. Henne 28. Am 25. Sept. 1905. Ausbleiben der Wiederbeschleunigung des Rhythmus am ersten Tage nach der zweiten Vagotomie.

Kurve 28. Henne 28. Am 26. Sept. 1905. Zwei Tage nach der zweiten Vagotomie. Gruppenweise Kontraktionen.

Kurve 29. Henne 28. Drei Tage nach der zweiten Vagotomie. Magenbewegungen bleiben verlangsamt und unkoordiniert.

Rhythmus. Bei 22 war der rechte Vagus angeschlungen, und durch eine plötzliche Bewegung des Tieres war bereits eine Verletzung des Nerven verursacht, deren Wirkung in der Verlangsamung des Rhythmus, der einmal zu beobachtenden Doppelkontraktion ohne dazwischen eingetretene völlige Erschlaffung, der allmählich auftretenden Dehnung der Dekreszente und dem Deutlichwerden respiratorischer Schwankungen zum Ausdruck kam, welche letzteren durch die vertiefte Atmung und die verstärkte Tätigkeit der Bauchmuskeln, welche bei jeder Exstirpation jetzt auch den Muskelmagen, wohl hauptsächlich den dünneren Zwischenmuskel, zusammendrücken, bedingt sind. Aus 23 ist dann weiter die Magenbewegung nach der Durchschneidung



Kurve 30. Henne 20. Gruppenweise Kontraktionen am unverletzten Tiere; hatte 24 Stunden gehungert.

des rechten Vagus zu ersehen. 24 und 25 zeigen die in zwei Tagen vollendete Ausgleichung der dadurch bewirkten beträchtlichen Verlangsamung. 26 veranschaulicht die während und nach der 14 Tage später ausgeführten Durchschneidung des anderen Vagus erfolgenden Veränderungen: wieder bedeutende Zunahme der Pausen und ausgeprägte respiratorische Druckschwankungen. Die eine Kurve ist durch eine plötzliche Bewegung des Tieres gestört (bei *B*). Am nächsten Tage ist nicht wie nach der ersten Vagotomie bereits eine Regeneration der Magenfunktionen zu beobachten, vielmehr eine fortbestehende Verlangsamung und auffallende Unterschiede der einzelne Kontraktionen (27). Diese zeigen auch am folgenden Tage (siehe 28) ein starkes Abweichen von der Norm; es gehen, wie aus der zweiten Kurve dieser Serie geschlossen werden kann, stets zwei Kontraktionen ohne dazwischen eintretende Erschlaffung ineinander über. Am dritten Tage nach der Operation (siehe 29) kommen abenteuerliche Kurven zur Verzeichnung, welche höchst augenfällig das Fehlen eines regulierenden Mechanismus zum Ausdruck bringen. Nur schwer ist aus den nach langen Pausen einsetzenden Kontraktionen, deren immerhin erkennbare Ähnlichkeit miteinander zeigt,

dass doch noch eine gewisse Methode darin ist, zu erkennen, dass sich jedesmal drei Magenrevolutionen zu einer Kurve vergesellschaften. Das gruppenweise Auftreten der Kontraktionen nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung findet sich auch schon bei Rossi erwähnt und ist auch noch auf den Kurven 22 und 23 zu sehen. Ferner zeichnete sich eine Henne schon im Normalzustande durch öfteres Erscheinen gruppenweiser Magenbewegungen aus (Kurve 30).

Rossi's Angaben[1]) über die einzeitige beiderseitige Vagusdurchschneidung — zweizeitige scheint er nicht ausgeführt zu haben — konnte ich nicht bestätigen. Ich fand vielmehr in einem Falle (siehe Tab. IV), dass es auch nach der im Laufe einer Viertelstunde erfolgenden Durchschneidung beider Vagi nicht zu einem stundenlangen Stillstande des Magens kommt, dass jedoch eine enorme Verlangsamung des Rhythmus, bis auf 16 Minuten, eintreten kann. Im zweiten Fall war eine erneute Verlangsamung nicht ausgeprägt.

Die beschriebenen Untersuchungen der Funktionsstörungen des Muskelmagens nach einseitiger und doppelseitiger Vagotomie ergeben mit genügender Klarheit, dass die Nervi vagi einen zur Erhaltung der normalen Tätigkeit des Magens unerlässlichen Einfluss besitzen. Da die Ausfallserscheinungen sehr prompt nach dem betreffenden Eingriffe auftreten und auch sonst kein Grund vorzuliegen scheint, dieselben als indirekt verursacht anzusehen durch Beeinträchtigung einer der anderen Funktionen, welche erfahrungsgemäss vom Vagus beeinflusst werden, wie Atmung und Kreislauf, so muss die Wirkung der Vagi auf den Muskelmagen als eine direkte aufgefasst werden. Sie besteht nach den oben geschilderten Versuchen in einer Regulation der Tätigkeit des Muskelmagens vorwiegend durch Beschleunigung des Rhythmus der Kontraktionen, doch kann sie nicht auch als Ursache der Automatie und Rhythmizität gelten. Die letztere muss also ihre Veranlassung im Magen selbst finden, und es liegt wohl nichts näher, als nach den aufklärenden Versuchen von Magnus[2]) am überlebenden Dünndarm von Säugetieren auch hier als Zentrum der Automatie und Rhythmizität den Auerbach'schen Plexus anzunehmen, welchen

1) l. c. Atti della R. Accad. dei Lincei 1905 p. 39.

2) R. Magnus, Versuche am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. II. Mitteilung: Die Beziehungen des Darmnervensystems zur automatischen Darmbewegung. Pflüger's Arch. Bd. 102 S. 349. 1904 und IV. Mitteilung: Rhythmizität und refraktäre Periode. Pflüger's Arch. Bd. 103 S. 525. 1904.

wir ja in so vollkommener Ausbildung am Muskelmagen bereits kennen gelernt haben (siehe Taf. II).

Dass im übrigen auch die sympathischen Nerven den Rhythmus positiv beeinflussen, erscheint nach den Untersuchungen von Doyon bis zu einem gewissen Grade erwiesen. Doyon erhielt auf Reizung des Splanchnicus nach doppelseitiger Vagotomie jedoch niemals rhythmische Bewegungen des Muskelmagens, sondern stets nur Einzelkontraktionen. Eine erregende Wirkung der Splanchnicusreizung trat aber nur ein, wenn der Magen sich in Ruhe befand, während rhythmischer Kontraktionen hatte dieselbe dagegen stets eine Hemmung zur Folge, welche die Reizapplikation noch beträchtlich überdauerte. Doyon gelangte so zur Annahme von erregenden und hemmenden Fasern im Splanchnicus, wie er sie auch im Vagus für den Magen gefunden hatte (l. c. S. 893).

Reizungsversuche. Doyon beobachtete nach elektrischer Reizung des peripheren Endes des durchschnittenen Vagus, solange der der anderen Seite erhalten blieb, rhythmische Bewegungen, falls der Magen sich vorher in Ruhe befand; wenn er schon Kontraktionen ausführte, eine Beschleunigung des Rhythmus unter gleichzeitigem Ansteigen des Tonus. Nach Durchschneidung auch des anderen Vagus traten ebenfalls auf periphere Reizung hin rhythmische Bewegungen auf, welche jedoch schnell wieder aufhörten. Häufig konnte Doyon indessen auch eine Hemmung durch periphere Vagusreizung wahrnehmen, besonders wenn die vorhergehende Reizung eine Erregung ausgelöst hatte. Endlich erhielt er bei einem Huhn auf der einen Seite stets Erregung, auf der anderen stets Hemmung. Die Reizung des zentralen Stumpfes bei erhaltenem Vagus der anderen Seite ergab Doyon meist Hemmung, doch auch manchmal Kontraktionen, nach Durchschneidung des zweiten Vagus blieb sie ohne Wirkung.

Schon aus diesen Resultaten der Doyon'schen Versuche ist zu ersehen, dass die Wirkung der Reizungen nicht immer im gleichen Sinne ausfällt; ich bin aber im allgemeinen zu gleichmässigen Ergebnissen gelangt.

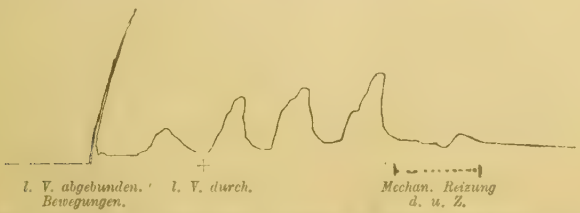
Wenn man ohne Narkose den Vagusstamm der einen Seite am Halse freilegt und vorsichtig anschlingt, ohne jedoch abzubinden oder durchzuschneiden, so hat die tetanisierende Reizung mit Induktionsströmen nach meinen Erfahrungen stets eine Erschlaffung des Magens und

Hemmung der Magenbewegungen zur Folge, solange die Reizapplikation dauert. Unterschiede in der Reizintensität spielten dabei keine wesentliche Rolle, wenigstens ergaben Rollenabstände zwischen 240 und 60 mm stets zunächst eine Hemmung (siehe Kurve 31). Bei R.-A. = 240, wo ich den Reiz im Augenblicke völliger Erschlaffung anbrachte, kam die Kontraktion der Zwischenmuskeln noch zustande, die der Hauptmuskeln jedoch nicht mehr. Bei stärkeren Strömen trat die Wirkung prompter auf, gleichgültig in welchem Kontraktionszustande der Magen sich befand. Wirkte der Reiz während der Pause (siehe 31), so blieben die nächsten Bewegungen aus, wurde er im Laufe der Dekreszente appliziert, so trat dasselbe ein. Im Zeitpunkte der stärksten Zwischenmuskelkontraktion verhinderte er augenblicklich die Aktion der Hauptmuskeln. Bemerkenswert war bei diesen Reizungsversuchen, dass sich kurz nach dem Aufhören des Reizes ein mehr oder minder ausgeprägter Erregungszustand einstellte, welcher, mit einer verlängerten Kontraktion beginnend, in beträchtlicher Beschleunigung des Rhythmus und Zunahme des Tonus seinen Ausdruck fand (31). Bei Reizung wurde die Erschlaffung meist wieder ziemlich vollkommen. Eine Abhängigkeit dieser Erregung von der Reizstärke konnte nicht mit völliger Sicherheit beobachtet werden, im allgemeinen änderten sich jedoch beide im gleichen Sinne.

Kurve 31. Henne 18. Tetanisierende Reizung des unverletzten rechten Vagus. Während der Dauer der Reizung stets Hemmung, danach rhythmische Kontraktionen und Ansteigen des Tonus.

Diese Vorgänge scheinen mir die Deutung zu verlangen, dass sowohl die erregenden als auch die hemmenden Fasern auf die Reize ansprechen, dass aber infolge bedeutenden Überwiegens der Hemmungswirkung die verhaltene Erregung erst dann zum Ausdruck kommt, wenn die erstere völlig abgeklungen ist. Dass die Hemmung als solche einen kompensatorischen Erregungszustand auslöse, ist wohl weniger wahrscheinlich.

Das Abbinden und Durchschneiden fand ich wie Doyon[1]) meist von Erregung, nicht jedoch auch von Hemmung begleitet. In Kurve 32 ist eine derartige Wirkung graphisch festgehalten. Wie wir jedoch bei früheren Versuchen sahen (Kurve 26), kann eine solche Reizung auch ganz ausbleiben, so dass von vornherein nur die starke Verlangsamung des Rhythmus zu beobachten ist.



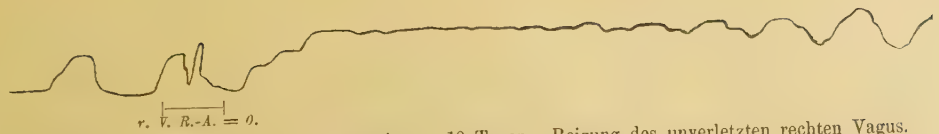
Kurve 32. Henne 19. Laparotomie. Magen in Ruhe. Abbinden und Durchschneiden des linken Vagus wirkt rhythmisch erregend. Hemmung durch Streichen des unteren Zwischenmuskels (Auerbach'scher Plexus) mit stumpfem Metallinstrument.

Nach Durchschneidung des einen Vagus und Reizung des unverletzten Nerven der anderen Seite habe ich keine völlig übereinstimmenden Resultate erhalten.

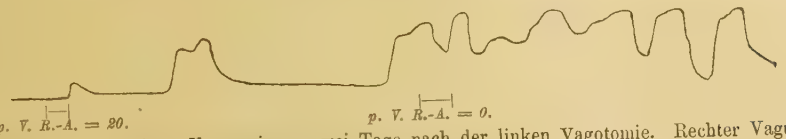
Bei einer Henne, deren erster Vagus bereits zehn Tage vorher durchschnitten war, bekam die Kurve den aus 33 ersichtlichen Charakter. Als ein Reiz während der Kontraktion einsetzte, trat nach kurzer Hemmung und plötzlichem Sinken des Hebels ein nochmaliger Anstieg desselben ein. Nach Aufhören des Reizes entwickelte sich rasch ein Erregungszustand, welcher 200 Sekunden lang einem unvollkommenen Tetanus ähnlich sah und sich dann in einzelne Magenrevolutionen auflöste. Ein weiterer, schwächerer Reiz hatte eine deutliche Hemmung zur Folge - eine Wirkung, welche auch bei noch schwächerer Reizung eintrat.

Bei einem Tiere, welches fünf Tage nach der ersten Vagotomie spontan zum Exitus kam, konnte ich kurz vorher durch Reizung des anderen Nervenstammes einzelne schnelle Kontraktionen auslösen, schwache Ströme blieben völlig unwirksam. Auch gleich nach der ersten Operation erhielt ich bei einer Henne durch Reizung des zweiten Nerven mehrmals einzelne oder höchstens zwei aufeinanderfolgende Bewegungen des Magens.

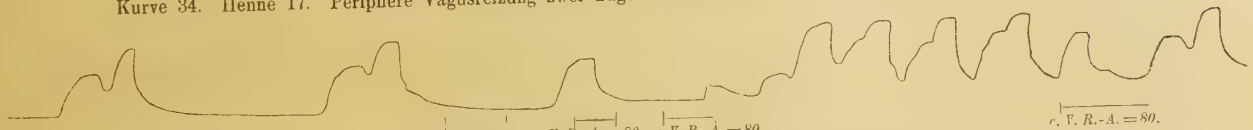
1) l. c. Arch. de Physiol. 5 Série vol. 6 p. 888. 1894.



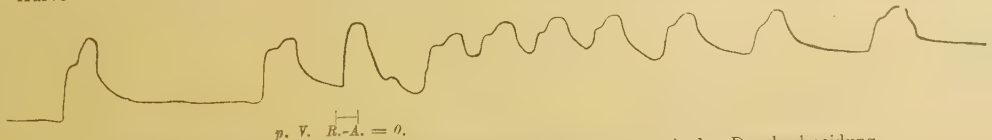
Kurve 33. Henne 14. Linke Vagotomie vor 10 Tagen. Reizung des unverletzten rechten Vagus.



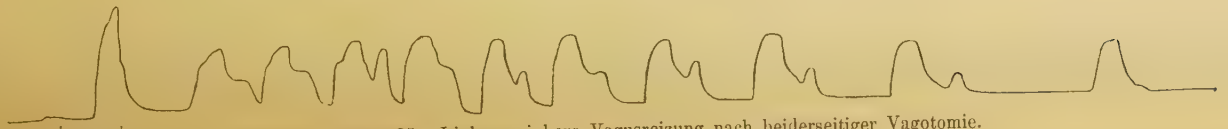
Kurve 34. Henne 17. Periphere Vagusreizung zwei Tage nach der linken Vagotomie. Rechter Vagus unverletzt.



Kurve 35. Henne 18. Rechte Vagotomie; periphere Vagusreizung rhythmisch erregend, zentrale hemmend.

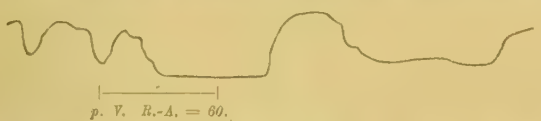


Kurve 36. Henne 17. Periphere Vagusreizung zwei Tage nach der Durchschneidung.



Kurve 37. Henne 25. Linke periphere Vagusreizung nach beiderseitiger Vagotomie.

Nach der Reizung des peripheren Stumpfes bei unverletztem Nerven der anderen Seite trat in meinen Versuchen meist, wenn überhaupt der Reiz sich als überschwellig erwies, eine Erregung ein, welche bei schwachen Strömen in einer einmaligen Kontraktion, bei stärkeren in mehreren unregelmässigen oder einer längeren Serie rhythmischer Bewegungen ihren Ausdruck fand. 34 und 35 zeigen derartige Kurven nach peripherer Vagusreizung (S. 50). Die letzterwähnten Beobachtungen stehen im Gegensatz zu denen von Rossi, nach dessen Angaben eine schwache derartige Reizung zwar von einer Beschleunigung des Rhythmus gefolgt wird, während jedoch mittelstarke und stärkere Reize annähernd vollkommene oder vollkommene Hemmung auslösen. (Rossi l. c. 1905 S. 41.) Dass derartige Hemmungen, besonders wenn der Magen sich vorher in Bewegung befindet, tatsächlich vorkommen, beweisen

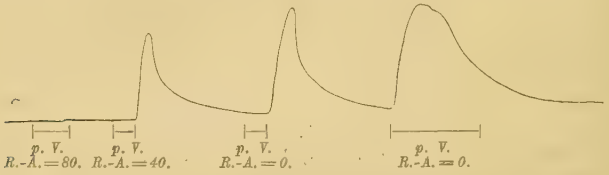


Kurve 38. Henne 36. Periphere Vagusreizung nach beiderseitiger Vagotomie; hemmende Wirkung.

allerdings einige Kurven von Doyon und Rossi. Ich selbst habe nur bei einer Henne nach beiderseitiger einzeitiger Vagotomie hemmende Wirkung der peripheren Reizung beobachten können (38). Im übrigen blieben meine Resultate auch nach der zweiten Vagusdurchschneidung die gleichen. Wenn diese kürzere oder längere Zeit nach der ersten erfolgte, ergab die periphere Vagusreizung sonst stets die Auslösung einer oder mehrerer oder einer ganzen Reihe von Kontraktionen, ob dieselbe nun während der Erschlaffung (36) oder der stärksten Kontraktion oder während der Pause einsetzte.

In Kurve 37 tritt eine Erscheinung besonders deutlich hervor, welche auch in 33 und 36 schon angedeutet war, dass nämlich nach der peripheren Vagusreizung zunächst eine starke Einzelkontraktion auftritt, welcher erst nach kurzer Hemmung die Reihe der weiteren Bewegungen folgt. Auch sieht man in 37 besonders schön das allmähliche Abklingen der Erregung und die Wiederverlangsamung des Rhythmus.

Die periphere Vagusreizung nach beiderseitiger Durchschneidung hat auch am verbluteten Tiere noch kurze Zeit erregende Wirkung, doch ist dadurch stets nur eine einzelne Kontraktion zu erzielen, deren steiler Anstieg bemerkenswert erscheint. Die nach kurzdauernder Reizung dabei resultierende monokrote Kurve spricht dafür, dass sie der Ausdruck einer isolierten Zwischenmuskelkontraktion ist. Erst nach längerer Reizung erhält man eine zweite Erhebung (39), welcher nach früheren Erfahrungen die Kontraktion der Hauptmuskeln entspricht.



Kurve 39. Henne 17. Einzelkontraktionen nach peripherer Vagusreizung am verbluteten Tiere.

Die Erfahrung Doyon's, dass die Reizung des zentralen Vagusstumpfes bei intaktem anderem Nerv zwar meist hemmend, manchmal jedoch auch erregend zu wirken vermag (l. c. S. 892), konnte ich nicht bestätigen. Ich fand diese Reizung ausnahmslos von einer hemmenden Wirkung auf die Magentätigkeit gefolgt, wenn überhaupt eine Reaktion eintrat. Am nicht curaresierten Tiere ruft die zentrale Vagusreizung als sensible Reizung leicht heftige Bewegungen hervor, welche ihrerseits zu Hemmungen oder Erregungen des Magens Anlass geben können. Bei vorsichtiger Applikation des Reizes erhielt ich jedoch sichere Resultate und fand, dass eine kurze zentrale Reizung während der Magenpause keinen Erfolg hat (35), dass sie bei längerer Wirkungsdauer das Auftreten von Kontraktionen ganz oder fast völlig verhindern kann, dass sie ferner spontane oder durch periphere Vagusreizung hervorgerufene Bewegungen rasch zu hemmen vermag (35); daher kommt z. B. die Aktion der Hauptmuskeln nicht mehr zur Entwicklung, wenn der Reiz während der Kontraktion der Zwischenmuskeln angebracht wird (35); doch läuft die letztere dann meist noch in anscheinend normaler Weise zu Ende.

Nach beiderseitiger Vagotomie fand Doyon die zentrale Reizung wirkungslos. Ich konnte dieses Ergebnis an mehreren Tieren bestätigen, unter anderen auch bei einer Henne, deren zweiter Vagus

erst zehn Tage nach dem ersten durchschnitten wurde. Bei einer anderen jedoch, bei welcher dieser Zwischenraum neun Tage betrug, erhielt ich das unerwartete Resultat, dass die zentrale Reizung von Einzelkontraktionen gefolgt wurde. Nur bei zwei von zehn Reizungen blieb diese Wirkung aus, welche sonst bei Rollenabständen zwischen 40 und 120 mm eintrat. Während aber bei peripherer Reizung noch während derselben der Hebel steil anstieg und eine oder mehrere Kurven verzeichnete, trat die Kontraktion nach der zentralen Reizung immer erst 20—45 Sekunden nach Beginn der 10—15 Sekunden lang dauernden Reizapplikation ein. Es müsste ein merkwürdiger Zufall im Spiele gewesen sein, wenn diese Kontraktionen nicht mit den Reizungen in ursächlichem Zusammenhange gestanden haben sollten, doch ist allerdings die Möglichkeit nicht ganz von der Hand zu weisen, dass es spontane Bewegungen waren. Es lässt sich dies leider nicht mit Sicherheit entscheiden, da die sicher spontanen Bewegungen nach der zweiten Durchschneidung in diesem Versuche in Zeiträumen zwischen 70 und 200 Sekunden auftraten — eine Zeit, innerhalb welcher ich auch die Reizungen ausgeführt hatte. Dass jene Erregungen nicht durch Stromschleifen bedingt waren, welche den peripheren Stumpf erregten, konnte ich dadurch ausschliessen, dass ich das Gewebe zwischen den beiden Vagusenden reizte, worauf nichts erfolgte; ausserdem spricht die Länge der Latenzzeit dagegen.

Nach der Verblutung waren nur die peripheren Reizungen noch eine kurze Zeit lang wirksam.

Was die Deutung dieses Versuches betrifft, so kann nach unseren bisherigen Kenntnissen wohl nur daran gedacht werden, dass die zentrifugale Bahn bei dieser reflektorischen Erregung in den sympathischen Nerven zu suchen sei. Auch die längere Reflexzeit spricht dafür, dass eine ganze Anzahl von Neuronen dabei durchlaufen wurde.

Die oben beschriebenen Versuche ergaben, dass die periphere Vagusreizung im allgemeinen eine Erregung, die zentrale dagegen eine Hemmung der Magentätigkeit auslöst. Der Erregungsreiz geht demnach normalerweise jedenfalls vom Vaguszentrum aus, wo er rhythmisch entsteht. Es bestätigt sich also der bereits aus den Durchschneidungsversuchen gezogene Schluss, dass die Nervi vagi motorische Fasern für den Muskelmagen führen und dadurch den Rhythmus seiner Bewegungen auf der normalen Frequenz erhalten.

Die motorischen Vaguszentren müssen sich in einem tonischen Erregungszustande befinden, wie die Verlangsamung nach den Durchschneidungen beweist. Da diese Verlangsamung bereits nach einseitiger Vagotomie auftritt, folgt weiter, dass die beiden Vagi bezw. ihre Zentren sich normalerweise sozusagen in ihre Arbeit teilen. Die normale Frequenz kann jedoch auch von einem Vagus allein gewährleistet werden, wenn er sich nach Durchschneidung des anderen der erhöhten Aufgabe angepasst hat; ob diese gesteigerte Wirksamkeit des einen Nerven auf einer entsprechenden Mehrleistung seines eigenen Zentrums oder darauf beruht, dass er auch zu dem Zentrum der anderen Seite Beziehung gewinnt, muss dahingestellt bleiben.

Aus den Reizungsversuchen am zentralen Vagusstumpfe bei Erhaltung des anderseitigen Nerven geht hervor, dass ein zentripetaler Vagusreiz imstande ist, eine reflektorische Hemmung der Magentätigkeit auszulösen. Die zentrifugale Bahn verläuft bei diesem Reflexvorgange, wie das Ausbleiben der Hemmung nach der zweiten Vagotomie beweist, ebenfalls im Vagus, bei den beschriebenen Versuchen in dem der anderen, normalerweise wohl auch in dem der gleichen Seite. Der Vagus enthält also ausser den zentripetalen auch erregende und hemmende Fasern für den Muskelmagen, wie Doyon bereits aus seiner Beobachtung schloss, dass die periphere Reizung manchmal auch von Hemmung gefolgt sein kann (l. c. S. 893).

Ob die hemmenden Vaguszentren sich ebenfalls in einem tonischen Erregungszustande befinden, muss als unentschieden gelten. Es ist jedoch nicht wahrscheinlich, da auch nach der zweiten Vagotomie keine Beschleunigung eintritt. Wenn man doch einen tonischen Zustand annehmen wollte, müsste man gleichzeitig ein starkes Überwiegen der Erregungszentren voraussetzen, nach deren Ausschaltung durch die doppelte Vagotomie der gleichzeitige Wegfall der Hemmung nicht zur Geltung kommt.

b) Die Hemmungserscheinungen.

Während meiner Versuche hatte ich oft und reichlich Gelegenheit, den hochentwickelten Hemmungsapparat des Muskelmagens näher kennen zu lernen, und ich möchte jetzt meine Beobachtungen auf diesem physiologisch ebenso wichtigen als merkwürdigen Gebiete im Zusammenhange wiedergeben.

Oben war bereits gezeigt worden, dass die Nervi vagi hemmende

Fasern für den Magen führen, wie mit Sicherheit aus den Versuchen hervorging, in welchen die Reizung eines peripheren Stumpfes nach einseitiger oder beiderseitiger Vagotomie deutlich eine Hemmung der bestehenden rhythmischen Kontraktionen zur Folge hatte. Es ist auch schon beschrieben worden, dass durch die Erregung des zentralen Endes ein Hemmungsreflex ausgelöst werden kann, dessen zentrifugale Bahn im Vagus der anderen Seite verlaufen muss, da die Wirkung nach Durchschneidung auch des zweiten Nerven stets ausbleibt. Ob die Hemmungswirkung bei Reizung eines der beiden unverletzten Nerven auf direkter Erregung seiner hemmenden Fasern beruhte oder reflektorisch zustande kam, musste einstweilen unentschieden bleiben.

Ferner wurde bei der Besprechung der Funktionsänderungen im Mauserzustande bereits darauf hingewiesen, dass mehr oder minder ausgiebige Bewegungen der Tiere, welche bei der festen Verbindung des Sondenschlauches mit dem Marey'schen Tambour zu plötzlichen Lageveränderungen des Ballons und der Sondenspitze im

Kurve 40. Henne 19. Laparotomie. Spontane Kontraktionen (letzte direkte elektrische Reizung vor acht Minuten). Hemmung durch Zerren der peritonealen Magenkapsel.

Magen führen, ein lang andauerndes Aufhören der Magenbewegungen zur Folge haben können. Endlich lernten wir schon aus den Zitaten nach Reaumur und Spallanzani, dass unser Objekt während der Eröffnung der Bauchhöhle sich fast ausnahmslos in völliger Ruhe befindet. Auch mir war es nur ein einziges Mal gelungen, spontane Magenbewegungen einer laparotomierten Henne zu beobachten und graphisch aufzuzeichnen, nachdem ich acht Minuten vorher die Tätigkeit des Magens durch direkte Reizung wachgerufen hatte und diese Wirkung schon wieder abgeklungen war. (Kurve 40.) Da die Vermutung nahe lag, dass neben der vielleicht in Betracht kommenden Abkühlung grossenteils die Zerrung des den Magen umgebenden Gewebes oder des Bauchfells durch die zur Freilegung des Organes und zum Auseinanderhalten der Wundränder in die letzteren eingesetzten stumpfen Haken oder Klemmpinzetten an der Hemmung der Magenbewegungen beteiligt sei, brachte ich nun bei jenem Tiere

Kurve 41. Henne 19. Laparotomie. Rhythmische Kontraktionen nach elektrischer Reizung am unteren Zwischenmuskel und vorderen Hauptmuskel. Hemmung durch mechanischen Reiz (Druck auf den unteren Zwischenmuskel).

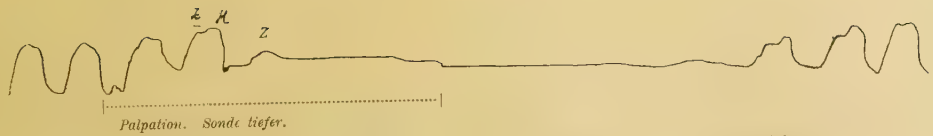
während der spontanen Bewegungen einige mechanische Reize an der peritonealen Magenkapsel an, indem ich dieses Gewebe mittelst einer Pinzette zerrte, möglichst ohne gleichzeitig den darunter in festerer Verbindung mit dem Magen liegenden Auerbach'schen Plexus direkt zu insultieren. Die Kurve (40) zeigt deutlich, wie die Aktion der Hauptmuskeln durch diesen Reiz jäh unterbrochen wurde und der Magen in völliger Erschlaffung zur Ruhe kam. Spontane Bewegungen traten nicht wieder auf, wohl aber konnte ich wieder durch direkte elektrische Reizung des entkapselten Magens an seinem unteren Zwischenmuskel und vorderen Hauptmuskel, wobei wohl vorwiegend der Auerbach'sche Plexus zur Erregung kommt, eine lange Reihe rhythmischer Kontraktionen hervorrufen. Auch ein während einer solchen einsetzender, durch Druck auf den unteren Zwischenmuskel ausgeübter Reiz liess die nächste Bewegung nicht mehr zur Entwicklung kommen (41). Der Magen blieb in „Diastole" unbeweglich. Da der Magen in diesem Falle bereits von seiner peritonealen Hülle befreit war, konnte diese Hemmung nicht durch das Bauchfell, sondern nur durch den Auerbach'schen Plexus selbst vermittelt sein. Am nächsten Tage wiederholte ich die Laparotomie bei demselben Tiere und durchschnitt einen Vagus. Auch die durch diesen Eingriff ausgelöste rhythmische Magenbewegung war leicht durch einige Striche mit dem Finder über den Zwischenmuskel abgebrochen, wie die Kurve 32 zeigt. Dass diese Hemmung keine spontane war, wird leicht durch Vergleich mit anderen Vaguskurven (36, 37) ersichtlich, welche niemals nach einer beträchtlichen Kontraktion zum Stillstand kommen, sondern ganz allmählich abklingen, wie sie sich auch erst nach einigen schwächeren Erhebungen langsam dem höchsten

Gipfel nähern. Die Analogie mit anderen palpatorisch oder durch direkte Beobachtung genau kontrollierten Kurven macht es wahrscheinlich, dass in der Kurve 32 sowohl die erste wie die letzte Erhebung eine isolierte Zwischenmuskelkontraktion bezeichnet.

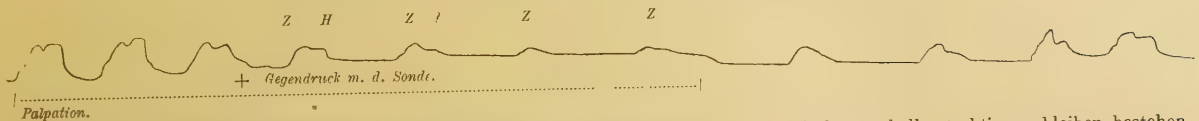
Weitere Versuche lehrten mich, dass derartige Hemmungen der Magenbewegungen auch am unverletzten Tiere zu erzielen waren. Bei einigen mageren Hennen, an welchen ich den Dikrotismus der Kurven mittels der Palpation durch die Bauchdecken zu analysieren suchte, musste ich die Erfahrung machen, dass ich nur bei sehr vorsichtigem Einsetzen und Zugreifen der Finger zu der Verwirklichung meiner Absicht gelangen konnte, die Bewegungen der einzelnen Magenmuskeln abzutasten. Bei etwas schnellerem und kräftigerem Zufassen wurde der Magen leicht sofort unbeweglich, ohne dass etwa eine mechanische Behinderung seiner Tätigkeit hätte im Spiele sein können. Bei der absichtlichen Wiederholung am geeigneten Objekte, d. h. möglichst fettarmen Tieren mit leicht palpablem Magen, fand sich, dass bereits leises Kratzen mit dem Fingernagel auf dem Zwischenmuskel genügte, um eine beträchtliche Hemmung der Magenkontraktionen prompt auszulösen; doch reichte

Kurve 42. Henne 25. Hemmung durch Kratzen des unteren Zwischenmuskels durch die Bauchdecken.

es nicht aus, eine völlige Erschlaffung zu bewirken. (S. Kurve 42.) Ein völliger Stillstand der Bewegungen trat jedoch ein, wenn die Palpation mit mässigem Drucke ausgeführt wurde. Dann konnte auch noch längere Zeit nach dem Aufhören dieses mechanischen Reizes die Hemmung fortdauern. Die Kurve 43 zeigt deutlich, wie in einem solchen Falle, bei welchem der angewendete Druck ungefähr aus dem Anstieg der Abszisse zu ersehen ist, die Tätigkeit des Magens nachlässt und nach einer, durch die Palpation bestätigten, isolierten Kontraktion (*Z*) des Zwischenmuskels gänzlich abbricht. Noch 105 Sekunden lang nach Entfernung des mechanischen Reizes lässt die Kurve keine Regung des Muskelmagens erkennen, bis endlich zunächst wieder eine schwache Zwischenmuskelbewegung die zurückkehrende normale Aktion einleitet und dann die normale Kontraktionshöhe nach wenigen Kurven erreicht ist.

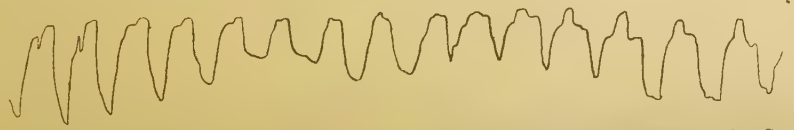


Kurve 43. Henne 25. Hemmung durch kräftige Palpation. Lange Nachwirkung.



Kurve 44. Henne 25. Partielle Hemmung durch Palpation und Sondendruck. Die Zwischenmuskelkontraktionen bleiben bestehen.

Kurve 45. Henne 25. Langdauernde Hemmung durch starke Bewegungen des Versuchstieres nach Druck mit der Sonde.



Kurve 45a. Henne 28. Zunahme und Abnahme des Tonus kurz nach Einführen der Sonde.

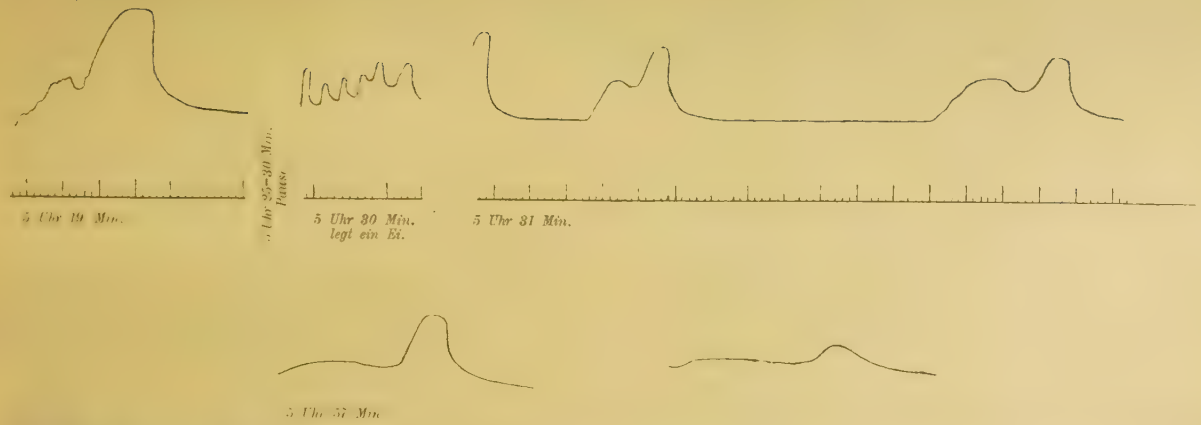
Zuweilen gelingt es auch, die mechanischen Reize gewissermassen zu dosieren und so nur eine partielle Hemmung der Bewegungen herbeizuführen. In einem Falle ist mir dies, allerdings teilweise unabsichtlich, sehr vollkommen geglückt. Aus Kurve 44 geht hervor, dass ich bei diesem Versuche anfangs ohne den gewünschten Erfolg den Zwischenmuskel drückte und auch die Hauptmuskeln palpierte. Erst die dritte Kontraktion zeigt eine geringe Schwächung. Zur Verstärkung der Wirkung übte ich nun mit der Sonde einen Druck gegen die Innenwand des Magens aus. Derselbe traf jedenfalls den unteren Zwischenmuskel, da sich der Sonde immer erst hier ein erheblicher Widerstand bietet. Die nächste Kurvenerhebung fiel jetzt bedeutend schwächer aus, doch konnten die fortgesetzt palpierenden Finger noch deutlich die Kontraktionen von Zwischenmuskel und Hauptmuskeln unterscheiden. Dann aber trat dreimal nach schwacher, aber deutlicher Zusammenziehung des unteren Zwischenmuskels eine fühlbare Aktion der Hauptmuskeln nicht mehr ein. Nach anderweitigen Erfahrungen ergibt sich diese Tatsache auch schon aus dem Kurvenbild. Da ich bei der fortgesetzten Palpation keinen erhöhten Druck anwandte, kam es auch nicht mehr zur völligen Hemmung der Zwischenmuskeln, und als ich losliess, „erholten" sich die Muskeln wieder, so dass die zweite Kurve bereits den Wiederbeginn der Hauptmuskelkontraktionen bewies und die fünfte ziemlich den ursprünglichen normalen Typus erreicht hatte, wenn auch die Pause noch gegen die Norm verlängert war.

Dass brüske Bewegungen der Sonde und andere starke mechanische Reizungen der Innenwand des Muskelmagens hemmend wirken können, beschreibt bereits Rossi. Kurve 45 zeigt, wie intensiv und nachhaltig derartige Wirkungen sein können. Rossi gibt auch an, dass Reize von gewisser Stärke erregend sein können, wenn sie gegen die Innenwand der Hauptmuskeln, hemmend, wenn sie gegen die der Zwischenmuskeln gerichtet sind. Als mechanischer Reiz diente ihm unter anderem die stärkere Wasserfüllung des Ballons. Ob die beiden von Rossi abgebildeten Kurven[1]) wirklich das Gesagte illustrieren, will ich nicht kritisieren; ich füge nur hinzu, dass ich bei völliger Ruhe des Versuchstieres ähnliche ganz allmähliche Vergrösserungen und Verkleinerungen des Hebelausschlages beobachtet habe, allerdings meistens kurz nach der Einführung der Sonde, welche

1) 1905 p. 37, 38.

natürlich ebenfalls als erregender oder hemmender Reiz wirken kann (45 a). Auch in diesen Fällen ging mit der Vergrösserung des Ausschlages gewöhnlich ein Sinken des Tonus, mit der Erniedrigung der Ausschläge ein Ansteigen desselben Hand in Hand. Derartige Kurvenänderungen könnten auch, wenn sie beim völlig ruhigen Tiere auftreten, ohne jede sichtbare Einwirkung, vielleicht ihre Erklärung darin finden, dass während der normalen Magenfunktion Steinchen sehr verschiedener Grösse und Gestalt ihren Platz in den beiden Muskelpaaren fortwährend wechseln und durch ihre mehr oder minder starke Berührung der Innenwände der Magenhöhle wechselnd die Bewegungen der Muskelpaare beeinflussen. Übrigens kann ich mich nach meinen eigenen und Rossi's sonstigen Kurven der Vermutung nicht erwehren, dass die erwähnten beiden Rossi'schen Kurven (S. 37 Fig. 1, S. 38 Fig. 2) vertauscht sind und dementsprechend Fig. 1 von links nach rechts, Fig. 2 von rechts nach links, wie der anscheinend nachträglich überdruckte Pfeil (Fig. 2 rechts oben) auch angibt, zu lesen sind.

Bei der Besprechung der Hemmungserscheinungen am Muskelmagen will ich nicht sowohl der Kuriosität als vielmehr der theoretischen Deutung halber ein nicht leicht zu wiederholendes Unikum erwähnen, das mir folgender Versuch darbot: Einer Henne, deren Magenrhythmus anfangs 25—35 Sekunden betrug — sie hatte vor 24 Stunden das letzte Futter erhalten —, wurden um 4^h 38′ 0,2 cmc einer ca. 100%igen Chloralhydratlösung in den rechten Pektoralis injiziert, um 4^h 55′ nochmals die gleiche Dosis. Sehr bald verlangsamte sich der Rhythmus, und die einzelnen Kurven nahmen einen gedehnteren Verlauf. Um 5^h 15′ war die zeitliche Differenz zwischen dem Beginne aufeinanderfolgender Kontraktionen auf 80 Sekunden gestiegen. Von 5^h 25′ ab blieb der Hebel in völliger Ruhe, ohne dass etwa irgendeine sichtbare Ursache den Ballon verschoben hatte. Das Tier lag völlig ruhig, doch reagierte es noch auf Kneifen der Haut des rechten Schenkels mit schwachen Bewegungen. Der Herzschlag, welcher, wie auch die Atmung zu Beginn der Narkose stark an Frequenz zugenommen hatte, war nicht fühlbar, doch war die Pupillenreaktion noch deutlich. Plötzlich traten um 5^h 30′ rhythmisch pressende Kontraktionen der Bauchmuskeln auf, deren Druckwirkung auf den Magen sich in der Kurve 46 verzeichnet findet, und es erschien in der Mündung der Kloake ein Ei, welches durch zwei bis drei weitere Wehen völlig geboren wurde. Gleich darauf setzten



Kurve 46. Henne 14. Chloralhydratnarkose. Hemmung der Magenbewegungen und fortgeleitete Druckschwankungen im Magen während des Eierlegens.

die Magenbewegungen wieder ein (siehe Kurve 5^h 31′), und der Rhythmus verlangsamte sich von 50 Sekunden an stetig weiter, so dass er schliesslich 150 betrug. Bemerkenswert ist, dass die Kurven erst nach 5^h 52′ so niedrig wurden, dass ein Anstieg kaum mehr zu erkennen war. Daher glaube ich nicht, dass das Chloralhydrat die von 5^h 25′—5^h 30′ beobachtete Magenpause verursacht hat, denn diese trat plötzlich ein nach ausgiebigen Kontraktionen, die im Rhythmus von 80 Sekunden auftraten. Wenn etwa die mechanischen Irritationen durch den Akt des Eierlegens den bereits gelähmten Magen wieder erregt haben sollten, wäre nicht zu verstehen, dass derselbe erst mehr als 20 Minuten später wieder gelähmt war. Ich glaube mich vielmehr zu der Deutung berechtigt, dass durch die beginnenden Bewegungen des Eileiters eine reflektorische Hemmung des Muskelmagens verursacht wurde analog den experimentell durch peritoneale Reizungen hervorgerufenen. Es würde sich dann dabei um einen normalen Reflexvorgang handeln, welchem eine gewisse Zweckmässigkeit nicht abgesprochen werden kann, da bei der beträchtlichen Zunahme der Konsistenz des Muskelmagens während der Kontraktion und bei gleichzeitigem Wirken der Bauchpresse es wohl denkbar ist, dass die dazwischenliegenden Bauchorgane erheblich gequetscht werden könnten, was natürlich bei Erschlaffung des Magens ausgeschlossen erscheint. [Die bei jenem Versuche verwendete Henne musste übrigens am nächsten Tage noch künstlich gefüttert werden, war am zweiten jedoch wieder völlig normal; der Magenrhythmus betrug 35—45.

Was nun die Deutung der verschiedenartigen, oben beschriebenen Hemmungsvorgänge am Muskelmagen angeht, so darf zunächst als bewiesen gelten, dass es reflektorische Hemmungen gibt, bei welchen die zentripetale und -fugale Bahn in den Vagis verlaufen kann, wie die zentrale Vagusreizung ergab. Danach erscheint es höchstwahrscheinlich, dass auch die durch Reizung der Mageninnenwand erfolgenden Hemmungsreflexe auf Vagusbahnen vermittelt werden. Doch ist für diese wie für die durch Palpation oder direkte mechanische Beeinflussung des Magens hervorgerufenen Hemmungen noch nicht ausgeschlossen, ob diese Reflexe ihr Zentrum nicht bereits im Auerbach'schen Geflechte besitzen. Nach den Erscheinungen der partiellen Hemmung, welche nach Druck auf den vom Nervengeflecht bedeckten Zwischenmuskel dadurch zum Ausdruck kam, dass die Zwischenmuskeln sich weiterbewegten, während die Hauptmuskeln

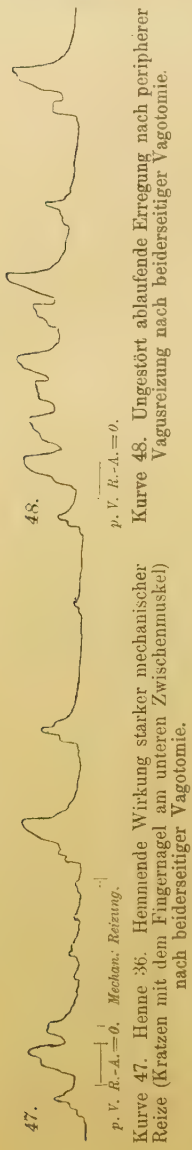
in Erschlaffung stillstanden, möchte es bereits so scheinen, als wenn diese Vorgänge sich im Plexus allein abspielen könnten.

Eine völlig exakte Beantwortung der Frage liesse sich erst von Versuchen am herausgeschnittenen Muskelmagen erwarten. Da jedoch an einem solchen Präparate, das natürlich in einem körperwarmen physiologischen Bade suspendiert ist, wenn überhaupt, nur sehr unvollkommene und durch lange Pausen getrennte Kontraktionen zu beobachten sind und auch auf elektrische Reizungen hin keine ausgiebigen Bewegungen auftreten, deren künstliche Hemmungen der Untersuchung zugänglich wären, so müssen wir uns zunächst mit den Ergebnissen am lebenden, in situ belassenen, doch durch beiderseitige Vagotomie von den Vaguszentren emanzipierten Magen begnügen. Dabei bleibt leider als, wenn auch unwahrscheinlicher, so doch noch nicht völlig auszuschliessender Verbindungsweg zum Zentralorgan das System der splanchnischen Nerven übrig.

Auch nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung werden die auf eine periphere Vagusreizung hin einsetzenden, manchmal sich während vieler Minuten rhythmisch wiederholenden und ohne sonstigen Eingriff erst ganz allmählich abklingenden Kontraktionen des Muskelmagens durch plötzliche, spontan oder durch sensible Reize ausgelöste Bewegungen, wie am unverletzten Tiere, für kürzere oder längere Zeit fast gehemmt. Nach Ablauf einer solchen Hemmungszeit setzen die unterbrochenen Kontraktionen wieder ein, bis die erregende Wirkung der Vagusreizung verschwindet.

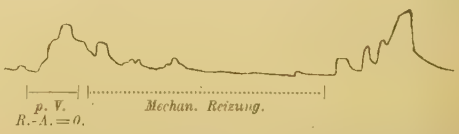
Bei einer Henne gelang es mir weiter auch zwei Tage nach der Durchschneidung beider Vagi mehrmals durch das oben beschriebene Hemmungsmittel, Palpation und Kratzen durch die Bauchdecken hindurch, beträchtliche Hemmungen auszulösen. Die Kurven 47–49 zeigen die Wirkungen dreier aufeinanderfolgender, bei gleichem Rollenabstand (= 0) ausgeführter Reizungen des einen peripheren Vagusstumpfes. In 48 sieht man die rhythmischen Kontraktionen ungehindert ablaufen. Bemerkenswert ist dabei wieder das Ansteigen des Tonus und die allmählich wieder eintretende Verlängerung der Pausen. In den beiden anderen Kurven ist dagegen die durch stetiges Kratzen hauptsächlich des unteren Zwischenmuskels hervorgerufene Hemmung der Bewegungen und der Stillstand des Muskelmagens in Diastole mit genügender Deutlichkeit ausgeprägt. Gleich nach dem Aufhören dieser mechanischen Irritation setzen die

unterbrochenen Bewegungen wieder ein. Es muss zu diesem Versuche noch bemerkt werden, dass störende Fluchtversuche des Tieres nicht dazwischen kamen, welche die Hemmungen hätten bewirken können. Ferner darf nicht verschwiegen werden, dass es bei diesen Versuchen eines ununterbrochenen und kräftigeren Kratzens mit dem Fingernagel bedurfte, als sonst bei anderen Hennen zum Hervorrufen der gleichen Wirkung notwendig war. Dabei muss aber berücksichtigt werden, dass gerade diese Hemmungsfunktionen grossen individuellen Schwankungen unterliegen. Immerhin wäre es möglich, dass auch diese Art der Hemmung normalerweise reflektorisch auf Vagusbahnen zustande kommt. Diesmal war sie jedoch zweifellos ohne dieselben vonstatten gegangen. Vielleicht hatte sich der Auerbach'sche Plexus in den zwei Tagen seit der Vagusdurchschneidung den gesteigerten Ansprüchen an seine selbständige Tätigkeit bereits angepasst, wie auch nach einseitiger Vagotomie der unverletzte Nerv die Funktion des ausgefallenen bereits in 2—3 Tagen übernimmt, und wäre mit dieser erst nach und nach erfolgenden Funktionsübernahme auch das negative Gelingen des letztbeschriebenen Versuches an einer Henne zu erklären, welche sonst besonders deutlich jene Hemmungserscheinungen zeigte (siehe Kurven 42—45), bei welcher aber nach der doppelten Vagusdurchschneidung dieser Versuch nur gleich im Anschluss an die Operation angestellt werden konnte.



Kurve 47. Henne 36. Hemmende Wirkung starker mechanischer Reize (Kratzen mit dem Fingernagel am unteren Zwischenmuskel) nach beiderseitiger Vagotomie.

Kurve 48. Ungestört ablaufende Erregung nach peripherer Vagusreizung nach beiderseitiger Vagotomie.



Kurve 49. Henne 36. Hemmende Wirkung starker mechanischer Reize (Kratzen mit dem Fingernagel am unteren Zwischenmuskel) nach beiderseitiger Vagotomie.

5. Die Lähmung des Magens durch die Narkose.

Anknüpfend an die beschriebenen nervösen Hemmungserscheinungen am Muskelmagen will ich jetzt über eine andersartige Lähmung seiner Bewegungen berichten, nämlich über diejenige, welche unter dem Einflusse narkotischer Gifte eintritt. Meine auf diesem Gebiete gemachten Beobachtungen scheinen mir besonders deshalb einiges Interesse zu beanspruchen, weil es sich dabei, soweit meine Literaturkenntnis reicht, um den ersten exakten Nachweis der Lähmung eines Warmblütermagens durch die Inhalationsnarkose handelt. Es scheint zwar eine Erfahrung vieler Chirurgen zu sein, dass der Menschenmagen in tiefer Narkose auf mechanische Reize, wie Durchtrennung mit dem Messer, nicht physiologisch reagiert, doch beschränken sich die wissenschaftlich gebuchten Beobachtungen, abgesehen von einer gleich zu besprechenden, anscheinend auf die zunächst praktisch mehr ins Gewicht fallende Erscheinung des Erbrechens im Anfang und nach der Narkose. In Tillmans' Allgemeiner Chirurgie 1896 (Bd. I S. 26) findet sich noch die Bemerkung: „Der Einfluss des Chloroforms auf die Muskulatur des Darms ist unbekannt"; vom Magen ist nicht besonders die Rede. In Nothnagel's Handbuch wird zugegeben, dass wir über den Einfluss der Narkose auf den Magen wenig wissen. In Eulenburg's Realenzyklopädie (1898) wird noch erwähnt: „Nur die motorischen Zentren der glatten Muskulatur werden nicht beeinflusst", doch liegt in dem Zusatze: „wenigstens bestehen die Uteruskontraktionen fort", bereits das Zugeständnis, dass exakte Beobachtungen darüber fehlen; ausserdem ist bekannt, dass in tiefer Narkose auch die Uteruskontraktionen fast oder völlig aufhören und der Uterus erschlafft, was in der Geburtshülfe einerseits zur Ausführung von Wendungen benutzt wird, anderseits zu den atonischen Nachblutungen Anlass geben kann. Auch wird Chloroform als souveränes Mittel beim Tetanus uteri, einem gewissermassen permanent gewordenen Höhezustande der Wehe, empfohlen. (Lehrb. von Olshausen u. Veit 1902.) Dass in tiefer Narkose völlige Erschlaffung und Ruhe des Uterus erreicht wird, entnehme ich einer Dissertation von G. A. van den Berg. (Over den invloed van Chloroformnarcose tijdens de baring op het kind. Diss. med. Utrecht 1904 p. 16.)

Was den Magen betrifft, ist, soweit ich in Erfahrung brachte, auch in Eulenburg's Jahrbüchern nicht von neueren Beobachtungen die Rede, welche jenem Mangel unserer Kenntnis abgeholfen hätten.

Und doch scheint mir die Kenntnis der Tatsache, dass auch der Magen sich in der Narkose an der motorischen Lähmung beteiligt, von hinreichender Wichtigkeit zu sein, da sich daraus vielleicht neue therapeutische Indikationen ergeben können.

Von chirurgischen Erfahrungen sind noch folgende hier anzuführen. In einem Referat über „Die akute Magenerweiterung“ [1]) schreibt Neck: „Sehr häufig trat nun die akute Magenerweiterung im Anschluss an Operationen, die in Narkose ausgeführt wurden, auf, nämlich 28 mal. Riedel hat die ersten hierher gehörigen Fälle beschrieben“ (S. 611). „Es wurde bei Narkosen — soweit darüber Aufzeichnungen vorhanden sind — Chloroform verwendet. Es ist das Wahrscheinlichste, dass das Chloroform die direkte schädigende Ursache für die muskulösen und nervösen Elemente der Magenwandung abgegeben hat“. „Es ist durchaus verständlich, wenn man annimmt, dass eine bestimmte Anzahl von Individuen in erster Linie an den Magenwandungen durch das Chloroform besonders hochgradige Schädigungen erleidet, die zur Lähmung und Erweiterung des Magens führen“ (S. 613). Ich möchte es als wahrscheinlich bezeichnen, dass einige oder alle dieser Fälle von akuter Magenerweiterung einfach auf einer Narkose des Magens beruhten, da auch meine Hühnerversuche ergaben, wie schwer und langsam sich der Magen aus der Chloroformnarkose erholt.

Die Störung der motorischen Magenfunktionen durch die Narkose scheint in verschiedenen Klassen der Warmblüter im wesentlichen die gleiche zu sein. Zwar schreibt Schütz: „Ein Einfluss der gewöhnlichen Inhalationsnarkose auf die Magenbewegungen war nicht ersichtlich“ [2]), doch scheint mir der Beweis noch nicht erbracht, dass seine Hundemagen sich nicht während der Entnahme aus dem in Narkose verbluteten Tiere bereits wieder etwas erholt hatten, auch zeigten sie ja nach seinen Angaben anfangs nur schwache Bewegungen. Schütz verwendete die gleiche Methode, welche Hofmeister und Schütz [3]) zu den schönen Ergebnissen über die normale Magen-

1) Neck, Die akute Magenerweiterung. Zentralbl. f. d. Grenzgebiete d. Med. u. Chir. Bd. 8 Nr. 16 S. 609. 1905.

2) E. Schütz, Über die Einwirkung von Arzneistoffen auf die Magenbewegungen. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmak. Bd. 21 S. 372.

3) F. Hofmeister und E. Schütz, Über die automatischen Bewegungen des Magens. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmak. Bd. 20 S. 1.

peristaltik geführt hatte, um die Einwirkung von verschiedenen Arzneistoffen auf die Magenbewegungen zu untersuchen. Die in der warmen feuchten Kammer aufgehängten Magen wurden unter anderem auch Äther und Chloroformdämpfen ausgesetzt, und es ergab sich, dass nicht nur die die automatischen Bewegungen auslösenden Zentren alsbald gelähmt wurden, sondern auch stets „die elektrische Erregbarkeit der Magenmuskulatur in hohem Masse beeinträchtigt war" (l. c. S. 350). Es bestand „demnach beim Chloroform die Wirkung in einem gleichmässigen Erlahmen des gesamten Muskelnervenapparates, während bei Atropin und Äther, bei einem bestimmten Vergiftungsgrade wenigstens, die Kontraktilität der Muskelzellen wohl deutlich erhalten, aber die Fortleitung des elektrischen Reizes durch die sonst leicht erregbaren Nervenbahnen, welche den ausgebreiteten Charakter der Kontraktion bedingt, nicht mehr möglich ist" (S. 350). Im Hinblick auf die Übereinstimmung mit meinen Erfahrungen am Hühnermagen lasse ich Schütz noch fortfahren: „Bei der Wirkung des Äthers und Chloroforms . . . . ist eine Wirkung auf den ganzen nervösen Apparat, die Ganglienzellen mit einbegriffen, nach dem sonstigen Verhalten dieser Stoffe das Wahrscheinlichste. Dafür spricht auch, dass bei Entfernung des Äthers und Chloroforms eine Erholung des gänzlich erlahmten Magens eintrat, derart, dass die elektrische Reizung immer weitere Bezirke zur Kontraktion anregte und schliesslich wieder in einer der Norm ähnlichen Weise. Wenigstens zeigt dieses Verhalten, dass die genannten Anästhetika die erregbaren Elemente nicht in so nachteiliger Weise treffen wie das Atropin die Nervenendigungen" (S. 351).

Die gleiche Wirkung, wie die von Schütz beobachtete der Äther- und Chloroformdämpfe auf den isolierten Hundemagen konnte ich am Muskelmagen der Hühner und Tauben während der Inhalationsnarkose feststellen.

Je nachdem man die Narkose vorsichtig einleitet oder gleich mit starken Dosen beginnt und den Schnabel so mit der getränkten Watte umgibt, dass ein Hinzutreten des Luftsauerstoffs ziemlich ausgeschlossen erscheint, stellt sich ein in der Kurve leicht kontrollierbares allmähliches oder schnelleres Einschlafen der Magenbewegungen ein. Die Dekreszente dehnt sich, der Rhythmus wird verlangsamt, die Höhe der Kontraktionen nimmt ab, bis völlige Ruhe in annähernd vollkommener Erschlaffung eintritt und der Hebel eine gerade Linie

verzeichnet. Da die Narkose stets in prinzipiell gleichartiger Weise verläuft, kann ich mich zur Illustration dieser Vorgänge mit einer Kurve (50) begnügen. Schon vor dem Beginne des hier wiedergegebenen Teiles der Kurve hatte ich der Henne zweimal die Ätherwatte genähert, natürlich ohne dass die Wirkung gleich zum Ausdruck kam. Daher setzte diese nun bei der erneuten Annäherung des Äthers schnell ein, und nach Ablauf einer Minute war der Magen gänzlich gelähmt. Nach weiteren 75 Sekunden wurde der Äther wieder entfernt, und nach einer Minute stellte sich bereits das erste Erholungszeichen in Gestalt einer minimalen Erhebung ein, welcher bald höhere Ausschläge und dann wieder normale Kurven folgten. Auch die Pausen wurden wieder kürzer, doch blieb der Rhythmus noch eine Zeitlang gegen die Norm verlangsamt.

Kurve 50. Henne 35. Lähmung des Muskelmagens durch Ätherinhalationsnarkose.

Auf den ersten Blick überrascht die Ähnlichkeit der Kurve mit den Hemmungskurven nach mechanischer Reizung. Auch geht aus manchen anderen Narkosekurven mit Deutlichkeit hervor, dass auch hier wie dort bei der Erholung meist zunächst isolierte Kontraktionen der Zwischenmuskeln auftreten, bevor der ganze Magen wieder seine geordnete Tätigkeit aufnimmt. Die Erholung aus der Äthernarkose geht schnell vonstatten; nur selten hält die Verlangsamung des Rhythmus noch längere Zeit an. Die Schädigung durch Chloroform ist intensiver und nachhaltiger. Der Magen kommt in gleicher Weise wie beim Äther zur Erschlaffung, doch erholt er sich schwerer. Natürlich kommt bei beiden Giften die absolute Dauer der Narkose sehr in Betracht für den Zeitpunkt der ersten Erholungskontraktion, indessen tritt dieselbe beim Chloroform durchschnittlich später ein als beim Äther. Auch sind nach der Chloroformnarkose oft die ersten Kurven von sehr unregelmässiger Gestalt und die langen Pausen wie die Rhythmusverlangsamung gleichen sich erst sehr spät völlig aus, so dass nach einer halben Stunde gewöhnlich die Kurve noch nicht wieder ganz normal erscheint. Zuweilen tritt auch nach begonnener Er-

holung aus der Chloroformnarkose von neuem eine bedeutende Verlangsamung der Magentätigkeit ein, so dass ich einmal nach Verlauf einer halben Stunde einen Rhythmus von 115—140 Sekunden gegenüber der Norm von 35 beobachten konnte.

Das Stadium der allgemeinen Narkose, in welchem die Erschlaffung des Muskelmagens vollständig ist, ist gewöhnlich dasjenige, welches der sensiblen und motorischen Lähmung der Skelettmuskeln vorausgeht. Ich konnte einige Male noch reflektorische Beinbewegungen durch Kneifen der Haut auslösen, wenn schon der Schreibhebel sich nicht mehr bewegte.

Dass der Magen sich während der tiefen Narkose in Erschlaffung befindet, geht übrigens auch daraus hervor, dass ein Druck von aussen einen beträchtlichen Hebelausschlag bewirkt.

Wenn ein Tier nach begonnener Narkose plötzliche Bewegungen ausführte, so kam es noch leichter zum Stillstand der Magentätigkeit als unter sonstigen Verhältnissen. Die reflektorische Hemmung geht in solchen Fällen unmerklich in die narkotische über.

Die Erregbarkeit des Magens vom Vagus aus ist während der Narkose völlig verschwunden, ebenso scheint diejenige des Auerbach'schen Plexus erloschen, da elektrische Reizung an den Stellen, wo seine Erregung beim nicht narkotisierten Tiere eine Serie rhythmischer Bewegungen auslöst, jetzt unwirksam bleibt oder nur lokale langsame einmalige Kontraktionen zur Folge hat.

Ob die direkte Erregbarkeit der Magenmuskeln sich wesentlich verändert, kann ich zwar nicht mit Sicherheit beweisen, da ich an curaresierten Tieren keine Erfahrungen sammeln konnte, daher also direkte Reizungen unter Ausschaltung des nervösen Apparates nicht zum Vergleiche beobachtet habe, doch scheint mir nach den minimalen und meist völlig lokal bleibenden Kontraktionen wie nach dem ebenso oft völlig negativen Ausfalle der Reizung die bestimmte Annahme nicht unberechtigt, dass auch die direkte Erregbarkeit zum mindesten schwer geschädigt und in tiefer Narkose völlig aufgehoben ist. Wenn überhaupt die stärksten Ströme — bei gänzlich übergeschobener Spule — wirksam waren, kam es erst nach längerer tetanisierender Reizung in günstigsten Fällen, d. h. während des bereits eintretenden Erwachens aus der Narkose, zu einer totalen Kontraktion eines einzelnen Muskels. Dabei bleibt immerhin noch nicht einmal völlig ausgeschlossen, dass auch diese partiellen Erregungserscheinungen noch durch das nervöse Geflecht vermittelt wurden.

Die lähmende Wirkung des Chloralhydrats ist schon beiläufig erwähnt worden. Ganz allmählich verlangsamt sich bei dieser Vergiftung der Rhythmus bis auf etwa 150 Sekunden, die einzelnen Bewegungen beanspruchen einen das Normalmass weit überschreitenden Zeitraum und werden immer schwächer, bis völlige Ruhe in Erschlaffung eintritt (siehe Kurve 46). Auch die Erholung dauert bei dieser Narkose natürlich länger als beim Äther und Chloroform, entsprechend der schwereren allgemeinen Schädigung.

6. Über die Totenstarre des Muskelmagens.

Beiläufig möchte ich hier einige Erfahrungen über die „Totenstarre" des Muskelmagens anfügen. Bei laparotomierten Tauben zeigt sich diese Kontraktion schon im Laufe der ersten Viertelstunde nach der Verblutung völlig entwickelt. Auch herausgeschnittene Tauben- und Hühnermagen, welche, den eben dekapitierten Tieren mit möglichster Beschleunigung entnommen, sofort in körperwarme (ca. 41° C.) Ringer'sche Lösung eingehängt wurden, hörten nach 10 Minuten mit ihren minimalen, eine genaue Analyse durch Beobachtung kaum gestattenden spontanen Bewegungen auf, um für lange Zeit in der schnell auftretenden Dauerkontraktion zu verharren. Danach gelingt es anscheinend in weit weniger ausgiebigem Masse, als mir dies bei quergestreiften Warmblütermuskeln glückte[1]), mit stärkeren Induktionsströmen noch lokale Zusammenziehungen zu erzielen.

Am Hühnermagen habe ich öfters die „letzte vitale Kontraktion" mit der Ballonsonde graphisch aufgezeichnet. Dabei ergaben sich weitgehende Unterschiede, welche wohl zum Teil auf die vorhergegangenen Eingriffe, Vagusdurchschneidungen, Narkosen usw. zurückzuführen waren. Während ich bei zwei Hennen, welche beide durch Chloroforminhalation getötet wurden, deren eine jedoch sonst unverletzt war, deren andere bereits die beiderseitige Vagotomie durchgemacht hatte, im Verlaufe einer Stunde nach dem Tode noch kein wesentliches Ansteigen des Hebels wahrnehmen konnte, begann bei einer anderen unverletzten, ebenfalls usque ad exitum chloroformierten sofort nach demselben das Ansteigen, und die Starre erreichte schnell ihren Höhepunkt; bei einer anderen doppelseitig vagotomierten stieg die Kurve nach dem durch Asphyxie mittels

1) Über die postmortale Erregbarkeit quergestreifter Warmblütermuskeln. Pflüger's Arch. Bd. 96. 1903.

Tracheakompression erfolgten Tode im Laufe von 25 Minuten zu beträchtlicher Höhe. Bei jener Henne, welche fünf Tage nach der ersten Vagusdurchschneidung vermutlich an Pneumonie zum Exitus kam, wonach noch der zweite Nerv durchschnitten wurde, begann der Anstieg nach acht Minuten und hatte nach weiteren acht Minuten auch schon den Höhepunkt erreicht, während die Lösung der Starre vier Stunden in Anspruch nahm. Bei einem curaresierten, durch Asphyxie getöteten Tiere begann die postmortale Kontraktion schon nach sechs Minuten und war nach einer halben Stunde maximal.

7. Histophysiologische Ausblicke.

Es sei gestattet, noch einmal auf die anatomischen Verhältnisse des eigenartigen Organes, mit welchem wir uns im vorhergehenden beschäftigten, zurückzukommen. Es sollen hier noch einige Besonderheiten der feineren Struktur Berücksichtigung finden, deren Kenntnis zum ersten Verständnis der oben analysierten physiologischen Vorgänge nicht von grosser Wichtigkeit gewesen wäre, vielleicht die zunächst zu gewinnenden einfachen Vorstellungen von den Bewegungen des Muskelmagens unnötig kompliziert hätte. Nachdem wir jedoch nun, soweit es uns nach den bisherigen Versuchen möglich war, die gröberen Bewegungserscheinungen des näheren erläutert haben, scheint mir die Erwähnung der folgenden feineren Strukturverhältnisse von grosser Bedeutung zu sein, weil dieselben andeuten, dass jene Bewegungsvorgänge sich doch höchst wahrscheinlich noch weit komplizierter gestalten, als es nach den obigen Ausführungen vielleicht ausgesehen haben mag.

Es ist bereits gesagt worden, dass der Muskelmagen gewissermassen nur aus der bedeutend verstärkten Ringmuskulatur besteht, welche unter der Mitte der Sehnenspiegel jedoch eine Unterbrechung erfährt und dadurch in zwei Hauptmuskeln zerlegt wird. Auf einem Transversalschnitte durch den ganzen Magen müssen daher die Muskelelemente im Längsschnitt getroffen werden. Dies ist, wie Fig. 6 andeutet, wenigstens grösstenteils der Fall. Auf diesem Transversalschnitt durch die Mitte des Muskelmagens — als Schnitt durch die Mitte ist derselbe daran zu erkennen, dass die Gestalt des Lumens ziemlich symmetrisch ist, während dasselbe bei Durchschneidung weiter oben oder unten, nach dem oberen oder unteren Zwischenmuskel zu, infolge der sich hier geltend machenden un-

gleichen Dicke beider Hauptmuskeln (vgl. Fig. 5) die Form eines zunehmenden bezw. abnehmenden Mondes aufweist — ist die Richtung der Muskelbündel in beiden Hauptmuskeln zu erkennen. Sie laufen parallel mit der Muskeloberfläche, als welche wir früher bereits die beiden halbringförmigen Flächen kennen lernten, von einer der beiden Sehnenflächen zur anderen hinüber. In den Abbildungen früherer Autoren ist dieses Verhalten ohne weitere genauere Angaben schematisch dargestellt. Doch ist, wie aus meiner Fig. 6 ersichtlich, bei etwas schärferem Zusehen schon makroskopisch, mit überzeugender Deutlichkeit an mikroskopischen Schnitten, wahrzunehmen, dass nur unmittelbar unter den halbringförmigen Flächen die von einer Sehne abgehenden Faserzüge im selben Schnitte die andere Sehne erreichen, während in der ganzen übrigen Dicke der Muskeln, besonders in der Mittellinie des Transversalschnittes, die einzelnen Muskelstreifen durch abzweigende Faserzüge schräg ineinander übergehen. Dabei verlassen sie auch die Schnittebene, so dass man hier vorwiegend Schrägschnitte der Muskelelemente antrifft, während reine Längsschnitte nur an den beiden Seiten der Muskeln, nach den Sehnenflächen zu, zu finden sind. So wird bereits aus diesem Schnitte deutlich, dass die Bündelrichtung in den Hauptmuskeln keine einheitliche ist, dass es vielmehr durch Teilung der einzelnen Züge zu einer kunstvollen Verflechtung der Muskelelemente kommt.

Bemerkenswert erscheint, dass zwischen den tiefen Längsfalten der Magenschleimhaut, welche in der Abbildung 6 im Querschnitt getroffen sind, kurze Muskelzüge gespannt sind, welche demgemäss, wie es auch in der Wiedergabe zum Ausdruck kommt, keine der beiden Sehnenflächen erreichen. Es scheint mir dies für eine entwicklungsgeschichtlich sehr frühzeitige Ausbildung jener Falten oder eine Verlagerung des Ansatzes jener Muskelzellen zu sprechen.

Um das Bild nicht zu komplizieren, sind in Fig. 6 zarte bindegewebige Züge weggelassen worden, welche die Muskelsubstanz in senkrechter Richtung zum allgemeinen Faserverlauf durchsetzen. Die bindegewebigen Elemente spielen überhaupt eine sehr bedeutende Rolle in der feineren Struktur des Muskelmagens, da ihre Anordnung als Grundlage für die der Muskelelemente zu dienen scheint. In der Abbildung 5 eines sagittalen Schnittes durch den Hühnermagen sind vorwiegend die Bindegewebszüge im Längsschnitt dargestellt. Auf diesen sind in transversaler Richtung die Muskelzellbündel ausgestreckt, die durch ihre bindegewebige Grundlage blätterteigartig

(Doyon) angeordnet sind. Wenn man die Sehne der einen Seite eines Hauptmuskels vorsichtig ablöst, so kann man die übereinanderliegenden Muskelblätter teilweise voneinander abheben, soweit das die schon beim Transversalschnitte besprochenen schrägen Verbindungen gestatten; man muss jedoch immer dabei bedenken, dass die Muskelelemente senkrecht zur Längsrichtung dieser Blätter angeordnet sind, während diese Längsrichtung nur gleichzeitig die der Bindegewebszüge darstellt. Was die Anordnung der letzteren betrifft, so lehrt Fig. 5, dass sie an den oberen und unteren Dritteln ziemlich regelmässig miteinander und der Längsrichtung der Magenhöhle parallel verlaufen, während etwa das mittlere Drittel beider Muskeln von einer Zone eingenommen wird, in welcher sich jene Bindegewebszüge in spitzem bis rechtem Winkel durchkreuzen. Dementsprechend bekommt man in einem solchen Sagittalschnitte in den äusseren Dritteln die Querschnitte der blattartig angeordneten Muskelzüge zu Gesicht, während im mittleren Drittel, in der bezeichneten Kreuzungszone, die Muskelelemente in ungefähr rhombischem Querschnitte sich darstellen, da sie hier in prismenartiger Zusammenfügung jene Bindegewebsmaschen ausfüllen. Die Kreuzungszone verbreitert sich etwas nach der Peripherie der Muskeln hin (Taf. II Fig. 5 *K. z.*),

Dass der vordere Hauptmuskel an seinem unteren, der hintere an seinem oberen Ende allmählich in den entsprechenden Zwischenmuskel übergeht, wurde oben schon beschrieben. Es kommt in der Abbildung 5 besonders deutlich zum Ausdruck. Hauptsächlich dieser Übergang scheint die Ursache der Asymmetrie beider Muskeln zu sein; wenn die Zwischenmuskeln fehlten, würden sich die Hauptmuskeln an den betreffenden Enden ebenso scharf begrenzen wie bei der tatsächlichen Struktur an denjenigen, an welchen sie nicht in einen Zwischenmuskel übergehen.

Es war leider bisher unmöglich, zu beweisen, dass der hintere Hauptmuskel sich von seinem oberen Ende aus kontrahiert, wie es sich auch nur in wenigen Fällen nachweisen liess, dass die Kontraktion des vorderen Hauptmuskels vom unteren Zwischenmuskel her beginnt. Im grossen und ganzen machte es immer den Eindruck, als wenn die ganze Masse der Hauptmuskeln sich ungefähr gleichzeitig zusammenzieht. Rossi[1]) gibt an, dass die Kontraktions-

1) l. c. 1904 p. 406.

welle bei beiden Hauptmuskeln vom dünneren Ende, also von den Zwischenmuskeln her, beginnt, ohne dass ersichtlich würde, wie er zu dieser, im übrigen sich ja anscheinend bestätigenden, Ansicht gelangt ist.

Es ist nun klar, dass, wenn die in transversaler Richtung verlaufenden Muskelelemente (Fig. 6) sich bei der Kontraktion verkürzen und verdicken, die dem Magenlumen zunächstliegenden die innere Magenwand stark gegen das Lumen vordrängen müssen. Die weiter nach den halbringförmigen Flächen zu an den Sehnen inserierenden Fasern scheinen mir hauptsächlich dadurch zur Verengerung der Magenhöhle beizutragen, dass sie bei ihrer Kontraktion die dem Magenlumen näher liegende Muskulatur noch weiter gegen die Magenhöhle drängen, um so mehr als ihre eigene Ausdehnung in der anderen Richtung, d. h. nach den halbringförmigen Flächen zu, durch die Festigkeit der beiderseitigen Sehnen mehr oder minder unmöglich gemacht wird. Ein Vorprallen der Muskelsubstanz an den schmalen halbringförmigen, nicht von Sehnengewebe bedeckten Oberflächen ist dementsprechend auch bei direkter Beobachtung der Kontraktionsvorgänge nicht wahrzunehmen.

Wenn man einen sagittalen Durchschnitt des Muskelmagens (Fig. 5) betrachtet, welcher erst angelegt wurde, nachdem die Lage beider Hauptmuskeln zueinander mittelst einer starken Nadel fixiert war, so sieht man an den Wänden der S förmig gebogenen Magenhöhle mehrere Vorwölbungen und Einbuchtungen, die sich offenbar bei der Kontraktion des Magens ineinander fügen müssen. Trotz dieser Anhaltspunkte scheint es mir kein leichtes, genauer zu bestimmen, welche Stellen der gegenüberliegenden Wände bei völliger Kontraktion einander berühren würden. Erst eine ausgedehnte Untersuchung von Schnitten in Erschlaffung und in Kontraktion fixierter Magen würde darüber Sicherheit gewähren können. Immerhin scheint mir aus derartigen Betrachtungen hervorzugehen, dass beide Muskeln sich bei der Kontraktion etwas in der Richtung nach den dünneren Enden hin verschieben, so dass z. B. die in Fig. 5 einander schräg gegenüberliegenden Ränder der Kreuzungszonen ungefähr zur Deckung kommen. Dass sich die Hauptmuskeln nicht nach ihren dicken Enden hin verschieben, geht daraus hervor, dass in diesem Falle die äusserliche Asymmetrie des Magens bei der Kontraktion noch verstärkt werden würde, was jedoch, wie z. B. Fig. 3 zeigt, nicht der Fall ist. Inwieweit jene merkwürdige Kreuzungszone bei einer entgegen-

gesetzten Verschiebung der Muskeln in der Richtung der Längsachse des Magens beteiligt ist, entzieht sich einstweilen noch meinem Urteile. Dass eine derartige Längsverschiebung beider Muskeln gegeneinander stattfindet, scheint mir nach obigen Erwägungen höchst wahrscheinlich. Auch Garrod war für den Magen von Schwan und Gans zu derselben Annahme gelangt, wie wir bereits oben sahen. Ebenso spricht Cazin (l. c. p. 194) von einem „double mouvement d'écrasement et de frottement". Die Aktion des Muskelmagens würde demnach nicht, wie man seit Aufgabe der Mühlentheorie angenommen hat, in einer Zusammenpressung in einer Richtung bestehen, sondern es würde eine Wirkung der Muskeln gegeneinander in einer zweiten Richtung dazukommen.

Ein weitere Bemerkung möchte ich noch hinzufügen, da sie mir auf eine noch höhere Komplikation der Bewegungen des Muskelmagens hinzuweisen scheint. Wenn man die Hinteransicht des Magens (Fig. 4) betrachtet, so fällt auf, dass die untere Spitze der halbringförmigen Fläche, welche die Oberfläche des hinteren Hauptmuskels darstellt, etwas nach links geneigt ist. Umgekehrt zeigt das obere Ende des vorderen Hauptmuskels eine deutliche Wendung nach links, welche in der Abbildung 1 allerdings durch die etwas schräge Stellung des Magens noch perspektivisch verstärkt wird. Es handelt sich jedoch um eine völlig konstante Erscheinung, welche besonders an stark kontrahierten Taubenmagen mit unzweideutiger Klarheit leicht zu beobachten ist. Wenn man aus diesen Beobachtungen einen Rückschluss auf die Form der Bewegungen dieser Muskeln ziehen will, so kann es kein anderer sein, als dass der hintere Hauptmuskel sich mit dem unteren Teile etwas nach links, der vordere mit dem oberen Teile nach links dreht, dass also beide Hauptmuskeln bei ihrer gleichzeitigen Kontraktion eine, wenn auch geringe, Drehung um die Längsachse des Magens, und zwar beide in einander entgegengesetztem Sinne, erfahren. Es würde dies also eine Wirkung der Muskeln in einer dritten Richtung bedeuten.

Es ist leicht einzusehen, dass eine derartige, um drei Achsen stattfindende Verschiebung der Muskeln gegeneinander, wie sie durch die angeführten Erscheinungen angezeigt wird, auch schon bei geringer Ausprägung der verschiedenen Bewegungen in hohem Masse für die Wirksamkeit der Magenkontraktionen auf den Mageninhalt in Be-

tracht kommen muss. Bei einfacher Quetschung werden die Körner zwischen den Steinchen natürlich weniger leicht und schnell zertrümmert, als wenn sie gleichzeitig noch rollenden und schiebenden Kräften nach zwei anderen Richtungen hin ausgesetzt werden können.

Aus dem vorhergehenden ergibt sich, dass die genauere Kenntnis der Anatomie des Muskelmagens wohl geeignet ist, zum Verständnis der Funktionen desselben beizutragen. Es liegt nicht in meiner Absicht, eine histologische Studie hier anzuschliessen, doch möchte ich nicht versäumen, auf den Wert einer solchen besonders hinzuweisen, um so mehr als die rein physiologische Untersuchung am überlebenden Organe vorerst noch mit den oben mehrfach betonten Schwierigkeiten zu kämpfen hat. Vielleicht habe ich das Glück, auf zoologischer oder anatomischer Seite durch die vorstehende Untersuchung so viel Interesse für den Gegenstand wachzurufen, dass auch die kunstvoll angeordnete Muskulatur und das so überaus zierliche und hochentwickelte Nervensystem des Muskelmagens der körnerfressenden Vögel in ihrem feineren Bau einem besseren Verständnis entgegengehen, als sie es bisher trotz der theoretischen und praktischen Wichtigkeit dieser Fragen gefunden haben. Es werden sich aus derartigen Untersuchungen manche dankenswerten Aufklärungen gewinnen lassen, wenn besonders auch die Artunterschiede genügende Berücksichtigung finden, welche keine geringe Rolle zu spielen scheinen. Beiläufig sei hier nur erwähnt, dass jene Kreuzungszone im Entenmagen ganz anders angeordnet ist als in dem der Hühner und Tauben.

D. Zusammenfassung.

Zum Schlusse seien die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen nochmals betont:

Der Dikrotismus der mittels der Ballonsondenmethode gewonnenen normalen Magenkurven wird hervorgerufen durch die abwechselnde Kontraktion der Zwischenmuskeln und Hauptmuskeln.

Eine Magenrevolution besteht aus der gleichzeitigen Kontraktion beider Zwischenmuskeln und der darauffolgenden gleichzeitigen Kontraktion beider Hauptmuskeln.

Sowohl beim anakroten wie beim katakroten Kurventypus entspricht stets die erste Erhebung der Kontraktion der Zwischenmuskeln, die zweite der der Hauptmuskeln.

Der normale Rhythmus der Magenbewegungen beträgt 20—30 Sekunden.

Die Magentätigkeit wird während des Hungerns verlangsamt.

Die Magentätigkeit ist während der Mauser unregelmässig und verlangsamt.

Durchschneidung eines Vagus verlangsamt den Rhythmus bedeutend, doch erreicht derselbe in 2—3 Tagen wieder die Norm.

Durchschneidung beider Vagi hat eine starke Verlangsamung des Rhythmus zur Folge, welche sich nicht wieder ausgleicht.

Auch nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung ist der Muskelmagen noch rhythmischer Kontraktionen fähig.

Die Vagi führen erregende und hemmende Fasern für den Muskelmagen, wie aus den Reizungsversuchen hervorgeht.

Reizung eines unverletzten Vagus wirkt meist hemmend auf die Magenbewegungen.

Periphere Vagusreizung wirkt meist erregend.

Zentrale Vagusreizung hat bei erhaltenem zweiten Vagus stets Hemmung zur Folge, nach beiderseitiger Vagotomie bleibt meist eine Wirkung aus.

Mechanische Reizung des Bauchfells, wie mechanische Reizung des entkapselten Magens, ebenso Reizung desselben durch die Bauchdecken hindurch oder starke Reizung der Innenfläche des Magens wirkt hemmend auf die Magenbewegungen.

Durch Äther oder Chloroforminhalationsnarkose wird der Muskelmagen in seinen Bewegungen völlig gelähmt.

Der anatomische Bau der Hauptmuskeln macht die Annahme wahrscheinlich, dass ihre Bewegungen gegeneinander in drei verschiedenen Richtungen erfolgen.

Über den Verlauf der mechanischen und chemischen Verdauung bei den körnerfressenden Vögeln beabsichtige ich in einer nächsten Arbeit zu berichten.

E. Erklärung der Tafel II.

Buchstabenbezeichnung in Fig. 1—6:

Dr. m. Drüsenmagen. — *D. d.* Dünndarm. — *r. V.* rechter Vagus. — *l. V.* linker Vagus. — *o. Z.* oberer Zwischenmuskel. — *u. Z.* unterer Zwischenmuskel. — *v. H.* vorderer Hauptmuskel. — *h. H.* hinterer Hauptmuskel. — *f. a.* facies annularis — *f. s. a.* facies semiannularis. — *I. a. s.* Incisura anterosuperior. — *I. a. i.* Incisura anteroinferior. — *I. p. s.* Incisura posterosuperior. — *I. p. i.* Incisura posteroinferior. — *sy.* sympathische Nerven.

Fig. 1. Muskelmagen einer Haushenne. Vorderansicht. Hauptmuskeln stark kontrahiert. Muskeln nach einem in Müller'scher Flüssigkeit konservierten, der Auerbach'sche Plexus nach Schwefelsäurepräparaten gezeichnet. Gefässe und sympathische Nerven (ausser *sy*) sind weggelassen. $^4/_3$ der nat. Gr., wie auch Fig. 2—6.

Fig. 2. Derselbe. Rechte Seitenansicht.

Fig. 3. Derselbe. Linke Seitenansicht. (Siehe: statt *h. Z.* muss es *h. H.* heissen.)

Fig. 4. Derselbe. Hinteransicht.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch einen Hühnermagen.

Fig. 6. Transversalschnitt durch einen Hühnermagen in der Mitte der Hauptmuskeln.

Die Abbildungen sind von Herrn Lithograph Ad. Giltsch ausgeführt.

Pierersche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.